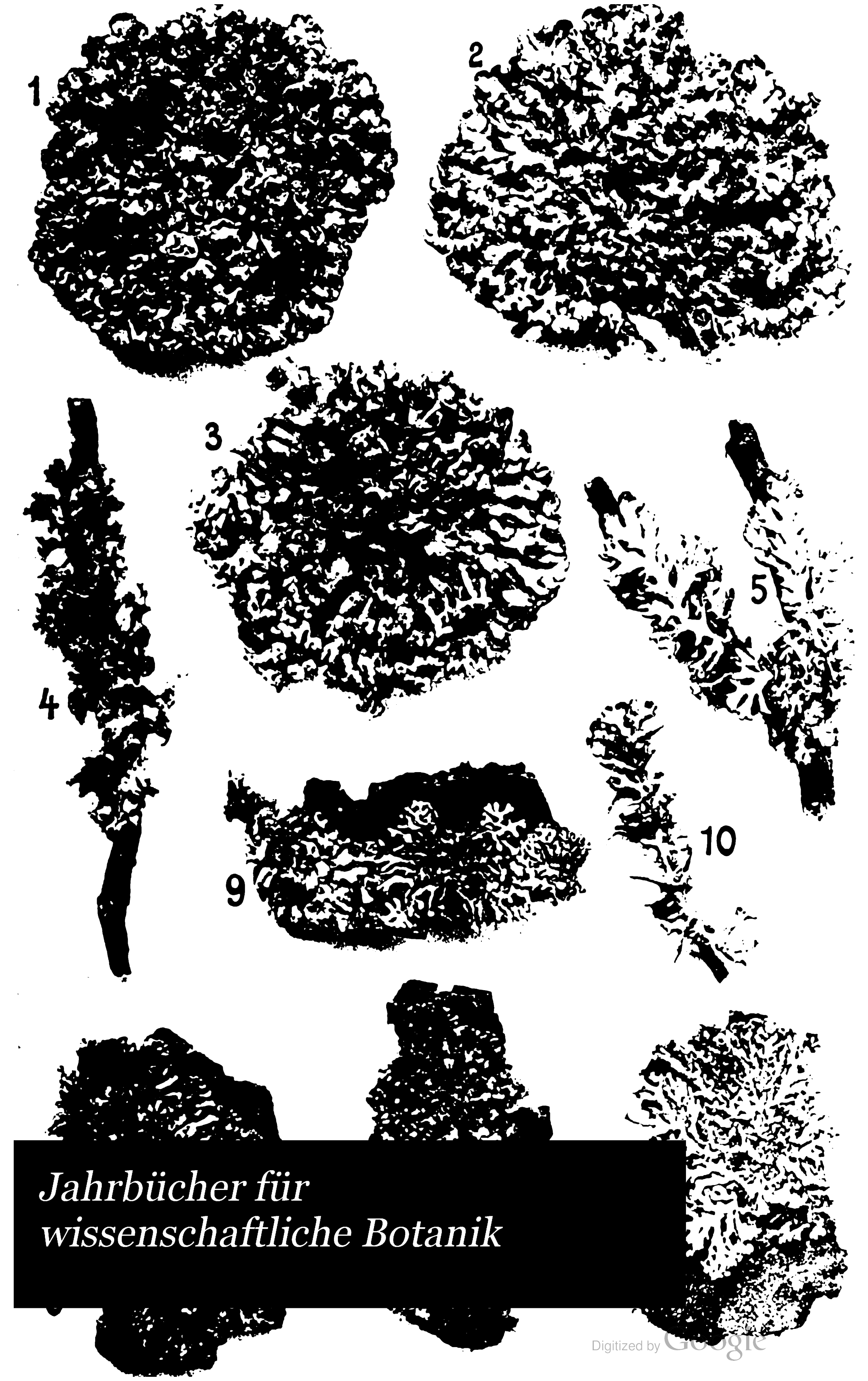


Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Sechsunddreissigster Band

Mit 17 lithographirten Tafeln und 60 Textabbildungen

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1901


HARVARD COLLEGE LIBRARY
JAN 11 1910
CAMBRIDGE, MASS.

Inhalt.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Verzeichniss der Tafeln.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Sechsunddreissigster Band. Erstes Heft
Mit 4 Tafeln und 36 Textfiguren

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1901

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 46, Schönebergerstrasse 17a.**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. I.

Von

Hans Winkler.

Mit Tafel I—IV.

„Wenn man die bekannteren Lehrbücher der Botanik nachschlägt, so bekommt man den Eindruck, als ob die mechanische Theorie der Verschiebung zu den bestfundirten Lehren unserer Wissenschaften gehöre, denn die Mehrzahl dieser Bücher bespricht sie in mehr oder minder ausführlicher Weise, ohne Kritik zu üben“, — diese Beobachtung Jost's (899, p. 193) gilt nicht nur für denjenigen Theil der mechanischen Theorie, der von der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck handelt, sondern auch für den, der die Anlage der jungen Organe selbst betrifft. Seit durch Hofmeister's, Sachs' und Schwendener's Kritik das Irrige der alten Blattstellungstheorie von Schimper und Braun nachgewiesen worden war, ist die Schwendener'sche Anschlusstheorie diejenige gewesen, die sich eine allgemeinere Geltung hat verschaffen können. Zwar ist die Zahl der Forscher, die sich ihr rückhaltlos und im vollen Umfange angeschlossen haben, sehr gering, es hat auch nicht an ernstlichen Widersprüchen, zum Theil von sehr gewichtiger Seite gefehlt; aber diese Widersprüche blieben doch mehr oder weniger vereinzelt, und eine eingehende Kritik der ganzen Theorie an der Hand neuen Beweismateriales fehlte bisher.

Nun erschienen im vorigen Jahre kurz nacheinander zwei Arbeiten von Schumann (899) und Jost (899), in denen wenigstens für den Theil der mechanischen Theorie, der die Verschiebungen am wachsenden Sprosse zum Gegenstand hat, in eingehender Kritik der Nachweis geführt wurde, dass dieser Theil der Theorie nicht haltbar ist. Es liegt völlig ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit, die Richtigkeit dieser (uns übrigens ganz einwandfrei erscheinenden)

Kritik zu prüfen. Nicht die Frage nach den Ursachen etwaiger secundärer Stellungsänderungen soll uns hier beschäftigen, wir wollen vielmehr in Ergänzung zu den erwähnten Arbeiten von Schumann und Jost untersuchen, ob die Lösung richtig ist, welche die mechanische Theorie für das andere Hauptproblem der Blattstellungslehre bietet, das Problem, welche Ursachen den Ort einer Neubildung am Scheitel bestimmen. Es ist die Aufgabe des ersten Theiles unserer Arbeit, diese Untersuchung vorzunehmen, und wir werden als deren Resultat aussprechen müssen, dass es in der That weder der Schwendenerschen noch irgend einer anderen Theorie der Blattstellungen gelungen ist, das in Rede stehende Problem einwandfrei zu lösen.

Aufgabe eines zweiten Theiles würde es demnach sein, eine solche Lösung oder wenigstens einen Versuch dazu, zu geben. Aber dazu bin ich freilich nicht im Stande, und es dürfte, wie weiterhin dargelegt werden wird, wohl überhaupt verfrüht sein, einen solchen Versuch jetzt schon zu wagen. Daher muss ich mich darauf beschränken, im zweiten Theile dieser Arbeit alle die inneren und äusseren Factoren, von welchen eine Mitwirkung bei dem Zustandekommen der Blattstellungen irgendwie erwartet werden kann, kritisch und vor allem auch, soweit das möglich ist, experimentell auf ihre Wirksamkeit hin zu untersuchen und damit die ersten Schritte für die Vorbereitung des Bodens zu thun, auf dem sich eine künftige Theorie der Blattstellungen aufbauen kann. Ich hoffe, diesen zweiten Theil, für den die Experimente theilweise schon beendet sind, in nicht allzulanger Zeit dem ersten nachfolgen lassen zu können. Manches, was hier nur angedeutet und worauf nicht näher eingegangen werden konnte, wird dort klarer zum Ausdruck kommen und eingehender behandelt werden können.

Auf eine Darstellung der Geschichte der Blattstellungslehre vor Schwendener kann ich wohl unter Hinweis auf die bekannte einschlägige Literatur (bes. Schwendener 878 und C. de Candolle 881) verzichten.

Ausdrücklich sei noch bemerkt, dass sich unsere Untersuchungen im wesentlichen an die vegetative Region halten. Nur ausnahms- und vergleichsweise werden Beispiele aus der Blüthenmorphologie herangezogen. Doch sind wir der Ansicht, deren Richtigkeit kaum jemand bestreiten dürfte, dass am vegetativen und am Blüthenvegetationspunkt im wesentlichen die gleichen Gesetze die Gestaltung beherrschen.

I. Kritisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen.

1. Die Schwendener'sche Theorie.

Schwendener formulirt (878, p. 48) seine Aufgabe selbst dahin, „die Aneinanderreihung der Organe auf Principien zurückzuführen, deren Uebertragung auf sämmtliche Gewächse mit keiner zur Zeit bekannten Thatsache im Widerspruch steht“. Er meint, diese Aufgabe lösen und „alle vorkommenden Blattstellungen erklären“ (p. 58) zu können, wenn folgende drei Punkte als gegeben angenommen werden (878, p. 57/58):

„1. Die relative Grösse der Anlagen, d. h. das Verhältniss derselben zum Gesammtumfang. Dieses Grössenverhältniss ist für die gleichnamigen Organe eines Sprosses (Laubblätter, Bracteen, Blüthen etc.) nahezu constant, ändert sich aber in der Regel beim Uebergang zu ungleichnamigen Organen.

2. Der Contact der neuen Organe mit vorhergehenden. Die ersten Andeutungen neuer seitlicher Organe kommen in bestimmten Abständen von den vorhergehenden zum Vorschein, und sobald diese Anlagen die Form von halbkugeligen Höckern erlangt haben, stehen sie mit den benachbarten in unmittelbarer Berührung, indem sie mindestens zwei derselben tangiren. Eine nothwendige Folge davon ist, dass bei abnehmender Querschnittsgrösse die Zahl der Organe pro Flächeneinheit zunehmen muss.

3. Geringe Schwankungen der Querschnittsgrösse zu Gunsten der Raumausfüllung. Die Aenderung des Verhältnisses zwischen der Querschnittsgrösse und dem Gesammtumfang bringt es mit sich, dass dieser letztere, mit der Breite der Schräg- oder Längszeilen als Einheit gemessen, nicht immer eine ganze Zahl ergiebt. Bei strenger Einhaltung einer gegebenen Querschnittsgrösse müssten also Lücken entstehen, welche für eine Anlage zu gross und für zwei zu klein sind. In solchen Fällen ist die Annahme begründet, dass die Pflanze eine gewisse Nachgiebigkeit zeige, indem sie beispielsweise auf einem Raum, der nach genauer Berechnung nur 9,7 Anlagen von der Grösse der vorhergehenden fasst, in Wirklichkeit deren 10 erzeugt. Natürlich fallen alsdann die letzteren entsprechend kleiner aus. Umgekehrt im entgegengesetzten Falle, wo der Raum z. B. für 9,3 Organe ausreichen würde, aber von 9 ausgefüllt wird.“

Wir wollen uns nun zunächst einmal die Bedeutung dieser drei Postulate für die Erklärung der Blattstellung kurz klar machen. (Der dritte Punkt ist ohne weiteres verständlich.) Das wichtigste Postulat ist das des Contactes, des unmittelbaren Anschlusses der neuen Anlagen an vorhergehende. „Das Studium der Entwickelungsgeschichte", sagt Schwendener (895; 898 I, p. 193), „führt uns zu dem Ergebniss, dass die neuen Anlagen sich in gesetzmässiger Weise an die vorhergehenden anschliessen und zwar unter voller Ausnutzung des vorhandenen Flächenraumes, mit Contact zwischen den bezüglichen Entwickelungsfeldern oder den von Anfang an deutlich erkennbaren Umrisslinien." Und ebenda p. 191: „Die Bildungscentren der jüngsten Anlagen zeigen dieselben relativen Abstände von einander, wie die vorhergehenden älteren, welche bereits höckerartig vorspringen. Jeder Anlage entspricht also eine gewisse Area, ein bestimmtes Entwickelungsfeld, das sie im Verlaufe ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenfalls volllständig beanspruchen. Zieht man nun die Grenzlinien zwischen den mikroskopisch erkennbaren Bildungsheerden der neuen Anlagen, gleichviel ob in Gestalt eines Polygons oder eines Ovals, so zeigt sich, dass diese Figuren sich genau so an die vorhergehenden anschliessen, wie die in geschlossener Ordnung vorspringenden Höcker oder wie körperliche Gebilde (Walzen, Pappschachteln und dergl.), die man beim künstlichen Aufbau eines Spiralsystems zu den schon vorhandenen hinzufügt." Auf den Begriff des Entwickelungsfeldes werden wir später ausführlich eingehen. Hier wollen wir vor allem feststellen, dass Schwendener den unmittelbaren Anschluss als eine entwickelungsgeschichtlich gegebene Thatsache annimmt. Aber nicht das allein. Es wird, wie aus den citirten Stellen hervorgeht, auch das als gegeben angenommen, dass sich die jungen Anlagen in gesetzmässiger Weise, in bestimmten Abständen von einander, so wie körperliche Gebilde beim künstlichen Aufbau eines Spiralsystems, aneinanderreihen.

Wie wir sahen, bezeichnete es Schwendener selbst als seine Aufgabe, die Aneinanderreihung der Organe auf allgemeine Principien zurückzuführen. Wenn er nun hier als gegeben voraussetzt, dass sich die jüngsten Anlagen in gesetzmässigen Abständen aneinanderreihen, wird da nicht gerade das, was erklärt werden soll, als gegebenes Postulat hingestellt? Soll nicht eine Theorie der

Blattstellungen gerade begreiflich machen, warum sich die Neuanlagen an ihren bestimmten, im voraus zu berechnenden Orten hervorwölben, warum sie immer dieselben relativen Abstände voneinander einhalten?

Hier tritt nun das andere Postulat der Theorie, die Grösse der Anlagen (resp. der Entwickelungsfelder) helfend ein. „Denn nachdem wir gesehen und als Grundgesetz anerkannt haben, dass die Organe am Stammscheitel sich stets unmittelbar aneinander anschliessen, kann bei Annahme einer approximativen Uebereinstimmung derselben in Form und Grösse ihre wechselseitige Entfernung nicht mehr unserem Belieben anheimgestellt werden“ (Schwendener 878, p. 55). In der That, wenn sich die jüngste Anlage unmittelbar, ohne die geringste Lücke und unter vollster Ausnutzung des vorhandenen Flächenraumes an die nächst ältere anschliessen soll, und wenn ihre Grösse der der vorhergehenden gleich ist, so ist es klar, dass ihr Bildungscentrum in einer ganz bestimmten Entfernung vom Mittelpunkte der letzten Anlage hervortreten muss. Diese Entfernung muss gleich der Grösse der Anlage resp. dem Durchmesser des Entwickelungsfeldes sein. Bleiben diese Grössen gleich, so werden nothwendig immer dieselben relativen Abstände eingehalten, und wir haben es thatsächlich bei der Ausgliederung von Neuanlagen am pflanzlichen Scheitel mit einer gesetzmässigen Aneinanderreihung körperlicher Gebilde zu thun, die derjenigen von Pappschachteln oder Kugeln zum künstlichen Aufbau eines Spiralsystems völlig analog ist. Delpino's bekannte „pila sferotassica“ ist ein vielcitirtes Beispiel für einen solchen, schliesslich auch das Tapetenmuster, an das Sachs (887, p. 501). erinnert. Bleibt die Grösse der Anlagen constant, so muss also nothwendig ein bestimmtes, für jeden einzelnen Fall berechenbares Blattstellungsverhältniss resultiren. Aendert sich die Grösse der Anlagen, so muss sich auch die Blattstellung ändern. Alles das ist in Schwendener's „Mechanischer Theorie der Blattstellungen“ ausführlich und in meisterhafter Schärfe und Klarheit ausgeführt. Kurz, die Schwendener'sche Theorie hält, was sie versprochen hat, alle vorkommenden Blattstellungen und alle Uebergänge sind erklärt, wenn man das Princip des unmittelbaren Anschlusses und die Grösse der Anlagen als gegeben annimmt.

Demgegenüber werden sich unsere kritischen Untersuchungen naturgemäss auf folgende zwei Punkte zu erstrecken haben: 1. ist es wirklich eine entwickelungsgeschichtliche Thatsache, dass überall

bei der Organbildung am Scheitel lückenloser Contact zwischen den Anlagen eingehalten wird, und 2. darf die Grösse der Anlagen oder ihrer Entwickelungsfelder als gegeben angenommen werden?

a) Der Contact.

Was also zunächst die Frage betrifft, ob der von Schwendener postulirte unmittelbare Contact zwischen den jungen Anlagen wirklich überall besteht, so findet sich in der Literatur mehr als eine Angabe, worin dies bestritten wird.

Nun sagt allerdings Schwendener (895; 898 I, p. 184): „Nun bin ich zwar nicht geneigt, auf angebliche oder wirkliche Befunde an einigen wenigen Pflanzen ein grosses Gewicht zu legen; ich meine im Gegentheil, dass Untersuchungen über Blattstellungsfragen sich vor allem mit denjenigen Objecten abzufinden haben, welche aus naheliegenden Gründen schon in den einschlägigen Arbeiten von Alexander Braun, L. und A. Bravais, Hofmeister u. A. vorzugsweise Gegenstand der Beobachtung gewesen sind. Insbesondere verdienen in dieser Hinsicht die Köpfchen der Compositen und Dipsaceen, die Zapfen und Laubtriebe der Coniferen und dergl. als vorzüglich geeignete Organsysteme hervorgehoben zu werden."

Man wird dieser Aeusserung nicht ohne weiteres beistimmen können. Einmal ist die Zahl der Gewächse, an denen abweichende Befunde gemacht worden sind, nachgerade eine ziemlich erhebliche geworden. Vor allem aber sollte man denken, dass es nur vortheilhaft für eine Theorie sein kann, wenn auf sie bezügliche Untersuchungen an einer möglichst grossen Anzahl möglichst verschiedenartiger Pflanzen angestellt würden. Ueberdies gehören die von Schwendener empfohlenen Objecte gerade zu denjenigen, bei welchen bekanntermaassen mit die complicirtesten und schwierigsten Stellungsverhältnisse verwirklicht sind. Ueber viele Fragen, gerade auch über die Grundfragen der Blattstellungen, wird man aber nicht mit Unrecht von der Untersuchung von Pflanzen mit einfacherer, daher leichter übersehbarer Blattstellung mindestens ebenso guten, vielleicht besseren Aufschluss erwarten können wie vom Studium jener complicirten Objecte. Schliesslich ist noch eins zu bedenken. Die Schwendener'sche Theorie rechnet mit sehr einfachen, mechanischen Factoren, und mechanische Factoren

müssen, „falls sie wirklich die Formbildung beherrschen, immer wirken und immer in der gleichen Weise. Lässt sich aber in unzweideutigen Fällen erweisen, dass ein bekannter Vorgang der Formbildung auch ohne jene Factoren zu Stande kommen kann, oder geschieht gar das Gegentheil des zu Erwartenden, sind also die äusseren Factoren einmal als überflüssig und ohnmächtig blossgestellt, so schwindet auch unser Vertrauen zu ihnen in denjenigen Fällen, die uns vielleicht vorher auf gestaltendem Einfluss äusserer Umstände zu beruhen schienen“ (zur Strassen 898, p. 144). Mutatis mutandis gilt das Wort für Wort für die Organbildung am pflanzlichen Scheitel, und ein wohl constatirter abweichender Befund könnte schon hinreichen, unser Vertrauen zur mechanischen Theorie für immer zu erschüttern.

Der Erste, der constatirte, dass „die Meinung von dem überall herrschenden Contacte der Neubildungen an wachsenden Organen“ unrichtig sei, war Schumann, freilich, ohne seinen Befund gegen die Schwendener'sche Theorie zu verwerthen, deren Anhänger er damals noch war. Er fand (890, p. 101) bei Untersuchungen über die Ausgliederung der Seitenachsen an den Inflorescenzen von *Zea mais*, dass „die jüngeren Anlagen nicht an den Orten erscheinen, wo sie den Contactverhältnissen entsprechend vorausgesetzt werden sollten, sondern superponirt, indem zwischen ihnen nicht neubildungsfähige Räume ausgespart werden.“ Ebenso sah er bei *Victoria regia*, dass sich (890, p. 196) „die Blüthenanlage nicht in irgend einem Contacte mit Nachbarorganen“ befindet, „die einen bestimmenden Einfluss auf die Ausgliederungsweise der Blätter an ihr ausüben könnten.“ Und p. 200: „Die Blüthen von *Victoria regia* und *Nymphaea coerulea* werden nicht von Contactkörpern in der Ausgliederung ihrer Organe bestimmt.“ Trotzdem entstehen diese in typischer Weise.

Einige Jahre später machte Schwendener selbst an einigen Cacteen die Beobachtung (894; 898 I, p. 176), dass ein seitlicher Contact zwischen den jungen Blattanlagen, die allerjüngsten nicht ausgenommen, nicht besteht. So bei *Cereus principis* und *C. speciosissimus* (l. c. Taf. IX, Fig. 1 und 2). Gleichzeitig fand Vöchting (894) dasselbe für *Lepismium radicans* und *Phyllocactus*-Arten. Wir werden später ausführlich auf die grosse Wichtigkeit gerade dieser Beobachtungen zu sprechen kommen.

Im gleichen Jahre constatirte schliesslich noch Raciborski (894 I und II) bei seinen Studien zur Morphologie der Nymphaea-

ceen und Cabombeen, dass bei allen von ihm untersuchten Objecten (Scheiteln von Nymphaeaceen, von *Sempervirum tectorum*, *Androsace sarmentosa*, *Iberis sempervirens*, *Costus speciosus*, *Stratiotes aloides*, *Abies pectinata*, *Equisetum limosum*, den Blüthenanlagen von *Ornithogalum umbellatum*, *Helianthus*, *Dahlia*, den Staubblattanlagen von *Cabomba*, *Nymphaea*, Ovulumanlagen von *Nymphaea* oder *Victoria*) die hervortretenden jüngsten Anlagen „ohne Contact mit den älteren Organen, aber trotzdem an den im voraus bestimmbaren Stellen angelegt werden“ (II, p. 105). Schwendener (895; 898 I, p. 184) wendet sich dagegen und behauptet, wenigstens bei einigen der von Raciborski angeführten Fälle lückenlosen Contact gefunden zu haben. Indessen Schumann (899, p. 263) bestätigt Raciborski's Beobachtung, wenigstens für die Blüthenköpfe von *Helianthus*, und für die Nymphaeaceenscheitel muss ich mich auf Grund eigner Nachuntersuchung ebenfalls für Raciborski entscheiden. *Victoria regia* habe ich nicht untersuchen können, aber bei *Nymphaea alba* und *Nuphar luteum* habe ich nie solche Bilder bekommen können, wie sie Schwendener (898 I, Taf. V, Fig. 2 und 3) giebt. Insbesondere *Nuphar* habe ich des öfteren untersucht, zu verschiedenen Jahreszeiten, zu Zeiten des stärksten Wachsthums und zu Zeiten der Ruhe, immer entsprachen die Verhältnisse am Scheitel genau den in Fig. 1, Taf. I wiedergegebenen. Nirgends besteht Contact zwischen den Blättern, auch die allerjüngste Anlage (10 in der Figur) ist allseitig frei, und der Rand des Scheitels steht nirgends in directer Berührung mit irgend einer älteren Anlage. Nicht mitgezeichnet sind in der Figur die Schleimhaare, die zwischen den älteren Anlagen ein dichtes, immerhin aber sehr weiches Geflecht bilden. In demjenigen Altersstadium der Anlagen aber, auf dem in unserer Figur die Blätter 8—10 etwa angelangt sind, fehlen in dem Zwischenraume zwischen Anlage und Scheitel die Haare entweder noch völlig, oder aber sie sind noch so vereinzelt, dass sie keinesfalls etwa als „Contactkörper“ in Anspruch genommen werden können, die den Anschluss vermitteln. Aehnliches gilt von *Nymphaea*.

Ganz entsprechende Resultate wie Raciborski bei Nymphaeaceen erhielt R. Wagner (895) bei Untersuchungen über die Morphologie der Gentianee *Limnanthemum nymphaeoides* (L.) Lk. Er erwähnt ausdrücklich (p. 195), dass „die Blätter und Achselknospen der vegetativen Region vollständig ausser Contact mit den vorangegangenen Organen angelegt“ werden, und es „tritt ein solcher,

wenn überhaupt, erst zu sehr später Zeit ein, sodass er als ursächlich für die Lage der aufeinander folgenden Organe im Sinne Schwendener's und Schumann's in keiner Weise bezeichnet werden kann." Dasselbe gilt für die florale Region, sodass Wagner zusammenfassend sagen kann (p. 204): „Für die Blattstellung, den Anschluss der vegetativen und floralen Auszweigungen sowie der Blüthen vermag weder die Schimper-Braun'sche Spiraltheorie noch die mechanische Theorie im Sinne Schwendener's und Schumann's eine befriedigende Erklärung zu geben. Fast alle Organe werden ausser Contact angelegt, sodass Raumverhältnisse hier nicht als ortsbestimmend angesehen werden können."

Ebenso wies M. Franke (896) überzeugend nach, dass auch die Stellaten, oder wenigstens manche Genera der Stellaten *(Asperula, Galium, Rubia, Sherardia)* zu den Pflanzen gehören, bei denen (p. 55) „die gegenseitige Stellung der aufeinander folgenden Wirtel am Scheitel nicht auf mechanische Ursachen zurückgeführt werden kann; es liegt hier ein neuer Fall vor, wo die definitive Anordnung der Blätter aus dem Contact ihrer Anlagen und den daraus sich ergebenden Druckwirkungen am Scheitel nicht erklärt werden kann. Es muss vielmehr die Anlage und Ausbildung der Blattwirtel der Stellaten auf innere Wachsthumsursachen zurückgeführt werden, welche zur Zeit keiner Erklärung zugänglich sind" (vergl. auch Goebel 900, p. 560).

Schliesslich ergab die ausführliche Untersuchung Vöchting's (898) in schlagender Weise, dass auch bei *Linaria spuria* die zum Theil sehr interessanten Stellungsverhältnisse der Blätter wie der Blüthen und Pelorien nicht durch Contact verursacht werden können, da ein solcher gar nicht stattfindet. Schwendener's (899) Nachuntersuchungen der Contactverhältnisse bei dieser Pflanze vermögen ebensowenig von der Unrichtigkeit der Vöchting'schen Beobachtungen zu überzeugen wie seine Abbildungen (899, Taf. 1). Bewiesen ist in dieser Entgegnung Schwendener's ein thatsächliches Bestehen des Contactes nirgends, es wird nur gesagt, dass ein solches als „wahrscheinlich" zu bezeichnen sei. Und gegenüber den bestimmten Angaben und klaren Abbildungen Vöchting's vermögen die gegentheiligen Behauptungen Schwendener's noch nicht, die Thatsache zu entkräften, dass bei *Linaria spuria* kein Contact besteht[1]).

1) Ich habe um so weniger Ursache, näher auf diesen Fall einzugehen, als eine ausführliche Entgegnung Vöchting's bereits druckfertig vorliegt.



Endlich sei noch auf die Spiralstellungen der Florideen hingewiesen. Sie wurden zuerst von Schwendener (880; 898 I, p. 93) untersucht, der dabei zu dem Schlusse kam, dass die regelmässigen Spiralstellungen, wie sie einige Florideen (*Polysiphonia*-Arten, *Spyridia filamentosa*) aufweisen, eine Folge sei des Contactes der älteren seitlichen Organe mit der Scheitelregion. Demgegenüber stellte Berthold (882, p. 654) fest, dass „die Lagerungsverhältnisse der jungen Blätter für die Stellungsverhältnisse derselben nicht von maassgebender Bedeutung sein“ können, da kein Contact stattfindet. Schwendener hält aber (883; 898 I, p. 141) seine Behauptung aufrecht, „dass der von Berthold in Abrede gestellte Contact zwischen den jungen Anlagen unzweifelhaft besteht“, worauf sich Berthold (883, p. 729) an der Hand neuer Beispiele *(Crouania)* abermals dahin aussprach, dass es Florideen mit spiralig gestellten Organen giebt, ohne dass bei deren Anlegung eine Beeinflussung durch Contact möglich sei. Im gleichen Jahre erschien eine vorläufige Mittheilung über *Polysiphonia* von Kolderup-Rosenvinge (883), worin in Uebereinstimmung mit Berthold und im Gegensatz zu Schwendener dargethan wird, dass die Spiralstellung der Polysiphonien „nicht als die Folge einer Contactwirkung zwischen der Stengelspitze und den jungen Blättern zu erklären sei, denn diese reichten an die Scheitelzelle oder an die obersten, blattlosen Segmente nicht hinan, legten sich auch nicht dem Stengel nahe an. Die Blattstellung wird schon in den Theilungen der Scheitelzelle angedeutet, indem die Wände schon von Anfang an schief gestellt sind, sodass sie an derjenigen Seite am höchsten stehen, wo das Blatt entstehen wird“ (p. 223). Und in der ausführlichen Abhandlung (K.-R. 884) wird nochmals eingehend dargelegt und durch Abbildungen erläutert, dass „la disposition de la ligne spirale ne peut pas s'expliquer dans ce cas *(Polysiphonia violacea)* par un effet de contact“, denn „il n'y a pas de contact entre les feuilles supérieures et la tige“ (p. [6] S.-A.). Schwendener erwähnt in der letzten Mittheilung, in der er sich mit den Stellungsverhältnissen der Florideen beschäftigt (885; 898 I, p. 157), Kolderup-Rosenvinge's Untersuchungen überhaupt nicht, giebt aber Berthold gegenüber zu, dass bei *Crouania annulata* in der That kein Contact besteht. Als Argument gegen seine Theorie könne diese Thatsache aber deshalb nicht angeführt werden, weil eine regelmässige und durchgehende Spiralstellung bei der erwähnten Floridee gar nicht vorkomme, sondern höchstens

zonenweise und stets nur für eine beschränkte Anzahl von Gliedern verwirklicht sei. Es bleibe also bis auf weiteres die Ansicht berechtigt, „dass vielgliedrige Spiralsysteme mit regelmässigen Stellungen, deren Zustandekommen ohne Contactwirkung sichergestellt wäre, im Pflanzenreiche nicht bekannt sind“ (p. 160).

Es ist beachtenswerth, dass hier die Forderung des Contactes nur noch für „vielgliedrige“ Spiralsysteme aufrecht erhalten wird. Aber auch für diese kann sie nicht allgemeine Geltung beanspruchen, da Kolderup-Rosenvinge (888) seine Ansicht im vollen Umfange beibehält und durch neue Untersuchungen und Figuren stützt. Bei *Polysiphonia violacea, byssoides, sertularioides* und *obscura* „les feuilles ne sont jamais en contact avec la tige, elles divergent toujours dès l'origine“ (p. 2 S.-A.), trotzdem kommen immer von Anfang an regelmässige und durchgehende Spiralstellungen zu Stande. Besonders deutlich ist das bei den „rameaux endogènes“ von *Polysiphonia sertularioides*, die nie in Contact stehen „avec quoi que ce soit, et cependant les feuilles sont disposées avec la régularité habituelle“ (p. 3 S.-A.). Rosenvinge's Angaben sind bis jetzt unwidersprochen geblieben[1]).

Die hier aus der Literatur citirten Fälle für das Zustandekommen regelmässiger Blattstellungen ohne Mitwirkung des Contactes vermag ich um einige zu vermehren. Der Zufall spielt hier natürlich bei der Wahl der Objecte eine grosse Rolle; man kann es ja einer Pflanze nicht von aussen ansehen, wie ihr Scheitel aussieht, ob enger oder lockerer Contact besteht oder gar keiner.

Insbesondere die Familie der Scrophulariaceen scheint zu denen zu gehören, in denen man mit Erfolg nach solchen Fällen suchen kann. Vor allem sind die Gattungen *Linaria* und *Antirrhinum* zu erwähnen. Ich habe eine grosse Menge verschiedener Linarien untersucht und gefunden, dass innerhalb dieser Gattung die Zahl der Arten, bei denen wirklich ein unmittelbarer Contact der Neuanlagen mit älteren Blättern stattfindet, sehr gering ist gegenüber der Anzahl derjenigen Species, bei denen sich mit Sicherheit nachweisen lässt, dass ein solcher Contact in keinem Stadium

1) Bei der von Zerlang (889) untersuchten *Naccaria Wigghii* (Turner) Endl., deren Seitentriebe in ganz regelmässiger $^1/_4$ Stellung aufeinanderfolgen, und zwar bald in rechts-, bald in linksaufsteigender Spirale, scheint Anschluss zu bestehen (p. 388). — Was es mit der angeblichen spiraligen Entwickelung der Seitenwurzeln bei *Coffea arabica* (Marchand 864) und bei *Monotropa hypopitys* (Drude 873) auf sich hat, habe ich nicht untersuchen können.

vorhanden ist. Zu den Linarien mit Contact gehört u. a. *Linaria macedonica* (Fig. 2, Taf. I), ferner *Linaria hirta*, *origanifolia*, *peloponnesiaca* u. a. Niemand kann leugnen, dass sich die beiden jüngsten Blattpaare in unserer Figur direct berühren; der bestehende Contact wird aber offenbar sehr bald durch Streckung der Internodien aufgehoben, da sich schon das zweit- und drittjüngste Blattpaar nicht mehr berühren.

Ein ganz anderes Bild bieten die Scheitelansichten anderer Arten. So z. B. Fig. 3 Taf. I, die einen Scheitel von *Linaria purpurea* darstellt. Die Glieder des jüngsten vierzähligen Quirles berühren sich weder selbst seitlich, noch stehen sie mit irgend einem älteren Organe in Contact. Es sind auch in den Achseln des nächstälteren Quirles noch keine Achselknospen erkennbar, die etwa als „Contactkörper" dienen könnten. Der Scheitel erhebt sich vielmehr, nachdem der jüngstabgegliederte Blattquirl ein gewisses Alter erreicht hat, vollkommen frei und allseitig unberührt über den jüngsten Quirl empor, und es kann also auch nicht die weitere Organbildung an ihm durch irgend welche mechanische Einwirkung des letzteren beeinflusst werden. Das Gleiche gilt von dem in Fig. 4 Taf. I gezeichneten Scheitel eines Erneuerungssprosses von *Linaria purpurea*, der unten dreigliedrige Quirle trug, aber wie die Figur zeigt, unvermittelt zur Bildung sechsgliedriger Wirtel übergegangen ist. Auch hier steht jede einzelne Anlage nach allen Seiten hin vollkommen frei.

Wie hier die Bildung geschlossener gleichgliedriger Quirlsysteme, so vollzieht sich bei diesen Linarien auch der Uebergang zur Spiralstellung, ohne dass Contactverhältnisse dabei eine Rolle spielten. So zeigen die Fig. 5 und 6 auf Taf. I den Uebergang von der decussirten zur spiraligen Stellung bei Keimpflanzen von *Linaria littoralis*. Die Blattpaare I I und II II in Fig. 5 halten noch genau die decussirte Stellung inne, Blatt 1 aber zeigt eine erhebliche seitliche Abweichung, mit der die Spiralstellung eingeleitet ist. Ebensowenig fällt Blatt 2 genau vor Blatt I, es ist wie 1 seitlich verschoben. Contact- und Raumverhältnisse können, wie ein Blick auf die Zeichnung lehrt, zur Erklärung dieser Stellungsänderungen keinesfalls herbeigezogen werden. Fig. 6 Taf I stellt ein etwas älteres Stadium desselben Ueberganges dar. In den Achseln des Blattpaares I I haben sich hier die Achselknospen $A_1 A_2$ gebildet, und man könnte vom Standpunkte der mechanischen Theorie aus versucht sein, die Achselknospe A_1 als den Contactkörper an-

zusprechen, der für Blatt 1 Ursache für die seitlich abweichende Stellung gewesen wäre. Indessen abgesehen davon, dass die Achselknospe A_2 trotz im allgemeinen gleicher mechanischer Verhältnisse Blatt 2 nicht verhindert hat, sich ziemlich genau vor Blatt I und die Knospe A_2 zu stellen, abgesehen davon wissen wir aus Fig. 5, dass zu dem Zeitpunkt, in dem die Stellungsänderung durch Seitwärtsrücken des Blattes 1 eingeleitet wird, noch nichts von den Achselknospen A_1 und A_2 zu erkennen ist. Dem entsprechend sehen wir auch in Fig. 7 und 8, Taf. I ähnliche Stellungsänderungen vor sich gehen, ohne dass überhaupt eines der betheiligten Blätter eine Achselknospe aufzuweisen hätte. Fig. 7 veranschaulicht den Uebergang von der decussirten zur spiraligen Blattstellung bei einem Keimling von *Linaria repens*, Fig. 8 dasselbe bei einem älteren Seitenzweig von *Linaria maroccana*. In beiden Fällen sehen wir wiederum deutlich, dass keine einzige Anlage mit irgend einer anderen, oder mit einer Achselknospe oder mit dem Scheitel selbst in unmittelbarer Berührung steht.

Es liegen mir noch eine Menge Zeichnungen von Scheiteln derselben und anderer *Linaria*-Arten vor, aus denen das Gleiche ersichtlich ist; aber es würde wenig Zweck haben, sie alle zu veröffentlichen, da sie nichts wesentlich Neues bieten. Nur möge noch erwähnt werden, dass ebenso wie bei *Linaria purpurea, littoralis, repens* und *maroccana* die Untersuchungen bei folgenden Species denselben Mangel an Contact ergaben: *bipartita, dalmatica, genistifolia, Hendersoni, melanantha, multipunctata, Pancici, saxatilis, speciosa, spuria, striata, Tournefortii, triornithophora, triphylla, tristis, viscida, vulgaris.*

Was von der Gattung *Linaria* gilt, gilt wie es scheint auch für die Gattung *Antirrhinum*: die Formen ohne Contact scheinen zu überwiegen. Wenigstens fehlte er bei den drei Arten, die ich untersuchte: *Antirrhinum majus, numidicum* und *assurgens*. Fig. 9 Taf. I giebt einen Scheitel von *Antirrhinum majus* wieder, der im Begriffe ist, von der decussirten zur spiraligen Stellung überzugehen, Fig. 11 Taf. II einen solchen mit dreigliedrigen Quirlen, von *A. numidicum*, und Fig. 10 Taf. I den interessanten Vegetationspunkt eines Keimlings von *A. assurgens*, auf dessen Morphologie wir später noch genauer zu sprechen kommen werden. Vorerst interessirt uns die Thatsache, dass auch an diesen Scheiteln keine der Neuanlagen mit irgend einer älteren sich berührt.

Von Pflanzen aus anderen Familien sei in erster Linie *Canarina campanula* erwähnt, eine Campanulacee, an der das Fehlen allen Contactes besonders deutlich zu beobachten ist. Die Blattstellung ist decussirt, doch kommen dreigliederige Quirle ziemlich häufig vor. Die Figuren 12—14, Taf. II bedürfen wohl keiner weiteren Erläuterung.

Ferner sei die Violariee *Ionidium polygalaefolium* angeführt (Fig. 15, Taf. II), als eine mit Nebenblättern ausgestattete Pflanze. Die Blattstellung ist auch hier decussirt. Ein Blick auf die Figur lehrt, dass im jüngst erkennbaren Stadium weder die Blätter noch die Nebenblätter mit irgend einem anderen Organe in Berührung stehen. Auch der Scheitel selbst ist allseitig contactfrei.

Endlich noch ein Beispiel für die zweizeilig alternirende Stellung, die Lobeliacee *Piddingtonia nummularia* (Fig. 16, Taf. II). Auch bei dieser Pflanze werden die jüngsten Anlagen 1 und 2 von keiner älteren tangirt. Das Gleiche scheint übrigens nach Goebel (898, p. 81) auch für die zweizeilig beblätterten Seitensprosse höherer Ordnung von *Vaccinium myrtillus* zu gelten (vergl. Goebel's Fig. 51, 898, p. 81).

Offenbar liessen sich bei ausgedehnten Untersuchungen möglichst vieler Species diese Beispiele noch erheblich vermehren, doch dürfte sich für unsere Frage wesentlich Neues kaum daraus ergeben. Jedenfalls geht aus den von uns herangezogenen Beispielen zur Genüge hervor, dass es eine ganze Reihe von Gewächsen giebt, bei denen ein unmittelbarer Contact der Neuanlagen mit älteren Organen nicht besteht, daher auch nicht für das Zustandekommen oder die Veränderungen der Blattstellungen verantwortlich gemacht werden kann.

Schwendener ist das nicht entgangen. Um seine Theorie zu stützen, hat er daher den Begriff des Contactes, des Anschlusses gegenüber der ersten Fassung in der „Mechanischen Theorie“ (878) erheblich erweitert. Er spricht jetzt (895; 898 I, p. 191) auch dann schon von Contact, wenn sich die jungen Neubildungen gegenseitig und mit älteren Organen noch gar nicht direct berühren. „Im engeren, buchstäblichen Sinne besteht Contact selbstverständlich nur zwischen Organen, die nach aussen vorspringen und sich mit ihren Rändern oder Seitenflächen tangiren“ (l. c. p. 190). „Dagegen erheben sich die jüngsten Stadien seitlicher Organe, welche eben mikroskopisch erkennbar geworden, noch gar nicht über die Oberfläche und können demzufolge Contactbeziehungen, wie die eben

erwähnten, unmöglich darbieten. Es besteht aber Anschluss oder Contact in einem anderen Sinne. Die Bildungscentren der jüngsten Anlagen zeigen nämlich dieselben relativen Abstände von einander, wie die vorhergehenden älteren, welche bereits höckerartig vorspringen. Jeder Anlage entspricht also eine gewisse Area, ein bestimmtes Entwicklungsfeld, das sie im Verlaufe ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenfalls vollständig beanspruchen" (p. 191).

Man muss zugeben, dass die Einführung des Begriffes des „Entwickelungsfeldes" eine äusserst geschickte Vertheidigung der Theorie ist. Mögen jetzt die nachgewiesenen Lücken zwischen den jüngsten Anlagen noch so gross sein, — das Entwickelungsfeld füllt sie mit Leichtigkeit aus. Seine Grenze ist eben jeweils die Mitte zwischen zwei Bildungscentren, und wenn sich so auch die Anlagen selbst nicht tangiren, ihre „Areae" berühren sich auf alle Fälle, und immer bleibt so der Contact gewahrt.

Sehen wir uns aber nun den Begriff einmal näher an. Er wird definirt als diejenige Area, die eine Anlage im Verlaufe ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil . . . etc. (895; 898 I, p. 191). Nun haben wir oben gesehen, dass es eine ganze Reihe Pflanzen giebt, bei denen die jüngsten Anlagen nicht nur ohne directe gegenseitige Berührung entstehen, sondern wo sie sich auch dann nicht berühren, wenn sie schon beträchtlich nach aussen vorspringen, sich über die Oberfläche erheben, und demzufolge sehr wohl Contactbeziehungen im engeren, buchstäblichen Sinne darbieten könnten. Immer ziehen sich zwischen ihnen mehr oder weniger breite Zwischenräume hin, und diese werden — z. B. bei einem grossen Theile der oben erwähnten Linarien, besonders deutlich auch bei *Canarina campanula* — nie ausgefüllt. Auch in späteren Stadien nicht, überhaupt nie berühren sich hier die Anlagen. Da hier also zwischen den jungen Organen von Anfang an Räume liegen, die von ihnen im Verlaufe ihrer Ausgestaltung nicht vollkommen ausgefüllt werden, so können sie auch nach der Definition nicht zum Entwickelungsfelde gehören. Mit anderen Worten, hier befinden sich jederzeit neutrale Räume zwischen den Anlagen und auch zwischen den Areis. Weder zwischen den Neubildungen noch zwischen den Entwickelungsfeldern findet also Contact statt. Auch die Einführung des neuen Begriffes hilft hier nichts.

Das thatsächliche Verhalten mag an dem Beispiele der *Canarina* noch ausführlicher erörtert werden. Man betrachte Figur 12, Taf. II. Wenn sich die Areae der beiden jüngsten Anlagen 1 und 1 berühren sollen, so muss eine jede — gleiche Grösse ist ja Voraussetzung — genau 180° des Scheitelumfanges umfassen. Nun sehen wir aber, dass die etwas älteren Anlagen 2,2 nur den bei weitem kleineren Theil desselben in Anspruch nehmen, der grössere liefert nichts zu ihrer Ausgestaltung. Dasselbe gilt von den noch älteren Blättchen 3,3, es gilt erst recht vom fertigen Spross. Fig. 12 giebt den Scheitel eines Zweiges wieder, der 3 cm unterhalb der Spitze einen Umfang von 31 mm hatte. Die Insertionsbreite eines jeden Blattes betrug 5 mm, so dass 21 mm der Stengelperipherie, also weit mehr als die Hälfte, frei war. Aehnlich war es bei dem Spross mit dreigliedrigen Quirlen, dessen Vegetationspunkt in Fig. 14 abgebildet ist. Er war ein wenig schwächer als der eben beschriebene, 3 cm unterhalb der Spitze 28 mm stark. Die Insertionsbreiten der Blätter betrugen 4,4 und 5 mm, die freie Fläche des Stengelumfanges also wieder mehr als die Hälfte, nämlich 15 mm. Die Scheitelansicht lehrt, dass auch in den jüngsten Stadien der Blattentwickelung freie Räume zwischen den Anlagen bleiben, die nie ausgefüllt werden.

Anders ist es z. B. bei der Entwickelung der Blüthenköpfe von *Helianthus*. Bei diesen entstehen nach den übereinstimmenden Resultaten von Raciborski (894 II, p. 105), Schwendener (895; 898 I, p. 190) und Schumann (899, p. 263) die jüngsten Anlagen zwar auch ohne eigentlichen Contact; zwischen ihnen ziehen sich schmale Rillen hin. Aber diese werden sehr bald durch die sich hervorwölbenden Anlagen der Spreuschüppchen ausgefüllt, so dass schon an ca. 3 mm im Durchmesser haltenden *Helianthus*-Köpfchen die peripherischen Blüthen in lückenlosem Contacte stehen. Hier kann man von Entwickelungsfeldern in Schwendener's Sinne reden. Hier bleibt der Contact auch stets gewahrt, die fertig entwickelte Achse ist lückenlos mit Organen besetzt. Bei vegetativen Achsen ist das aber bekanntlich in den allermeisten Fällen nicht so. Bei ihnen wird der Contact gewöhnlich bald gelöst, und — bei Spiralstellung — alle Blätter rücken auseinander. Woher aber kommen die eingeschalteten Internodialstücke? Der Scheitel geht ja lückenlos in der Blattbildung auf, da sich die Entwickelungsfelder der Blätter unmittelbar aneinander anschliessen, ohne dass auch nur eine einzige Zellenlage zwischen ihnen frei bliebe, die

späterhin das Zwischenstück liefern könnte. Das Entwickelungsfeld seinerseits wird vollkommen von der sich ausgestaltenden Blattanlage ausgefüllt. Es bleibt also nichts übrig, als anzunehmen, dass späterhin bei der Lösung des Contactes der Blattgrund selbst das Internodialstück resp. die es überziehende Epidermis liefert, und wir kämen so zu einer Ansicht, die mit der bekannten Vorstellung Delpino's (883), wonach der Stamm eine Zusammensetzung der aufeinander folgenden Blattbasen ist, in mancher Hinsicht verwandt wäre.

Wenn wir so schon finden, dass der Begriff des Entwickelungsfeldes in dem einen Falle nicht im Stande ist, den postulirten Contact herzustellen, im anderen Falle, zu Ende gedacht, mit logischer Consequenz zu unhaltbaren Vorstellungen führt, so wird uns die Nothwendigkeit, den Begriff fallen zu lassen, noch mehr auf Grund der folgenden Ueberlegungen einleuchten.

Wenn Schwendener als die eine gegebene Grundlage seiner Theorie den unmittelbaren Anschluss der Anlagen oder ihrer Entwickelungsfelder hinstellt, so liegen dieser Annahme einige Hilfshypothesen zu Grunde, deren Prüfung uns obliegt. Zunächst die, dass zur Neubildung von Organen immer nur eine bestimmte — bei Quirlstellung ringförmige, bei Spiralstellung schraubenlinige — Zone unmittelbar oberhalb der jüngstangelegten Anlagen befähigt ist (bei *Hippuris* in Fig. 17, Taf. II etwa die schraffirte Zone). Denn wir sehen die Anlagen immer erst in einer gewissen Entfernung von der Spitze des Scheitels sich bilden. — Weiterhin ist die Annahme nöthig, dass auf dieser Zone an und für sich ein jeder Punkt nicht nur die Fähigkeit, sondern auch das Bestreben hat, zum Bildungscentrum einer Anlage zu werden; dass also diese Zone sich als ring- bezw. spiralförmiger Wulst um den Vegetationskegel herumwölben würde, wenn dieses Bestreben nicht durch die angrenzenden, in die Neubildungszone hineinreichenden älteren Anlagen auf gewisse, zwischen ihnen liegende Felder localisirt würde. — Endlich ist die weitere Hypothese nöthig, dass die jungen Anlagen, sowie sie sich durch einige Zelltheilungen als solche zu erkennen gegeben haben, sofort in der ganzen Grösse ihres Entwickelungsfeldes wirksam sind, d. h. in dessen Bereich das Entstehen anderer Neuanlagen verhindern. Denn da man, wie wir eben sahen, zur Erklärung des unmittelbaren Anschlusses annehmen

muss, dass jeder Punkt der Zone bestrebt ist, ein Bildungscentrum für ein neues Organ zu werden, so läge es nahe, sich vorzustellen, dass innerhalb einer Lücke eine ganze Schaar von Zellgruppen sich hervorwölben würden, von denen schliesslich eine, vielleicht die kräftigste, den ganzen Raum des Entwickelungsfeldes allein occupirte. Die Beobachtung lehrt, dass dies in der Regel nicht der Fall ist. Nur eine Anlage wölbt sich hervor. (Freilich wäre es denkbar, dass sich dieser „Kampf ums Dasein“ zwischen den jüngsten Neuanlagen zu Gunsten der später hervortretenden schon zu einer Zeit entschieden hätte, zu der man äusserlich noch nichts von ihnen erkennen könnte. An Wahrscheinlichkeit würde freilich durch diese Annahme die Hypothese nicht gewinnen.)

Diese drei Hilfsannahmen haben wir nun zu prüfen.

Die erste Hilfshypothese.

Die erste, dass nämlich nur eine unmittelbar oberhalb der jüngsten Anlagen gelegene Zone, nicht der ganze Vegetationspunkt bis zur Spitze zur Ausgliederung von Neubildungen befähigt ist, — von späteren Intercalareinschiebungen sehe ich hier natürlich ab —, ist eine durch das Studium der Entwickelungsgeschichte gegebene Thatsache. Nie geht der ganze Scheitel gleichzeitig völlig in Neubildungen auf, immer bleibt er oberhalb derselben erhalten. Für Achsen mit unbegrenztem Scheitelwachsthum ist das ja selbstverständlich; höchstens könnte es bei begrenzten Achsen vorkommen, dass sie in ihrer ganzen Länge gleichzeitig in gleicher Weise zur Organbildung schritten, um ohne Rest darin aufzugehen. Es ist das wohl auch hier und da verwirklicht, z. B. bei den Blüthenkolben mancher Araceen (Engler 884, p. 156), aber im ganzen sehr selten. Meistens bleibt auch bei Achsen mit begrenztem Wachsthum eine noch nicht mit Neuanlagen besetzte Zone zurück (siehe z. B. *Helianthus*-Köpfchen, ferner die Blüthenentwickelung. Vergl. Vöchting 898, p. 462).

Wir müssen es also als morphologisch gegeben ansehen, dass die neuen Organe am Scheitel in einer ganz bestimmten, für jede Pflanze specifischen und im allgemeinen wohl constanten Verticalentfernung von der Spitze des Vegetationspunktes auftreten. Wahrscheinlich hängt diese Thatsache damit zusammen, dass die Zellen ein gewisses Alter erreicht haben müssen, um befähigt zu sein, Centrum eines Neubildungsheerdes zu werden.

Die zweite Hilfshypothese.

Gehen wir nun zur Untersuchung der zweiten Hilfshypothese über, die besagt, dass ein jeder Punkt der Neubildungszone die Befähigung und das Bestreben haben muss, sich hervorzuwölben und zum Centrum einer Anlage zu werden. Dass diese Annahme eine Vorbedingung für die mechanische Theorie ist, sagt Schwendener einmal (878, p. 87) selbst: „Wir haben bis jetzt stillschweigend vorausgesetzt, dass in der Querzone, in welcher die Anlegung neuer Organe eingeleitet wird, alle Punkte in gleicher Weise befähigt seien, das Centrum eines neuen Bildungsheerdes zu werden.“ Und (885; 898 I, p. 151): „Der Scheitel hat bloss dafür zu sorgen, dass immer neue Organe und zwar unter möglichster Ausnutzung des Raumes hervorsprossen, und hierzu sind alle Punkte seiner Oberfläche in gleichem Maasse befähigt.“ Besonders betont wird die Nothwendigkeit dieser Annahme für die Contacttheorie aber von Weisse (894). Schumann hatte (892, p. VIII) von der decussirten Blattstellung gesagt, „dass durch die Transformation (des Scheitels) in successiv zwei aufeinander senkrechten Richtungen immer erst der Platz geschaffen wird, in den unter Wahrung einer indifferenten, d. h. für Neubildungen unfähigen Zone am Scheitel[1]), die Phyllompaare eintreten.“ Im Anschluss an diese Aeusserung bemerkt Weisse (894, p. 282): „Diesen Auseinandersetzungen Schumann's kann ich im allgemeinen vollkommen zustimmen. Nur durchbricht nach meiner Meinung Schumann das mechanische Princip, wenn er von einer „für Neubildungen unfähigen Zone am Scheitel“ spricht. Es muss vielmehr, wie dies schon Schwendener hervorgehoben hat, jeder Punkt des Scheitelumfangs für gleich fähig zur Anlage neuer Organe erachtet werden, und wenn in gewissen Längsregionen des Stammes keine Organe gebildet werden, so hat das eben in den Druckverhältnissen, aber nicht in der localen Unfähigkeit dieser Regionen seinen Grund.“

Auf die hier zur Erklärung herangezogenen „Druckverhältnisse“ werden wir später zu sprechen kommen. Vorerst interessirt uns vor allem das Zugeständniss, dass für die mechanische Theorie die gleiche Befähigung eines jeden Punktes des Scheitelumfanges zur Neubildung von Anlagen nothwendige Voraussetzung ist. Demgemäss spricht auch Weisse einige Seiten weiter (p. 285) nicht nur

1) Die gesperrt gedruckten Worte sind von mir hervorgehoben.

von gleichmässiger Befähigung zur Organbildung, sondern auch von einer „ringsum gleichen Wachsthumstendenz[1]) des Stammscheitels."

Demgegenüber muss zunächst hervorgehoben werden — und wenn ich Weisse recht verstehe, bestreitet er das selbst nicht —, dass sich, wie oben gezeigt wurde, bei allen Pflanzen in der Mitte des Vegetationskegels, oberhalb der eigentlichen, Neuanlagen ausgliedernden Zone eine zu Neubildungen unfähige Fläche mit Nothwendigkeit befinden muss und auch thatsächlich befindet (abgesehen wie erwähnt von den seltenen Fällen begrenzter Achsen, die in ihrem ganzen Umfange und in ihrer ganzen Länge gleichzeitig von Organen besetzt werden). Besonders an schlanken, spitzen Scheiteln ist das klar ersichtlich (siehe Fig. 17, Taf. II, *Hippuris vulgaris*).

Vor allem aber sind hier die Fälle zu untersuchen, wo sich deutliche Lücken zwischen den jungen Anlagen nachweisen lassen, Lücken, die nicht ausgefüllt werden, sodass sie Stellen des Vegetationspunktes bezeichnen, die offenbar nicht zur Organbildung befähigt sind[2]).

Wir können da zunächst alle die Fälle noch einmal anführen, die wir oben zu dem Nachweise benutzten, dass kein Contact zwischen den Entwickelungsfeldern besteht, also Linarien, *Canarina* u. s. w. Es hatte sich ja dabei ergeben, dass bei diesen Pflanzen zwischen den Anlagen Räume ausgespart werden, die niemals ausgefüllt werden, die auch niemals, ohne dass ein äusserer Hinderungsgrund erkennbar wäre, ihrerseits versuchen, Bildungscentren neuer Organe darzustellen. Hier haben wir also Scheitel, denen, wenn nicht die Befähigung, so doch zum mindesten das Bestreben abgesprochen werden muss, jeden Punkt ihrer Neubildungszone als Centrum neuer Bildungsheerde hervorzuwölben. Ein besonders schöner Fall dieser Art wurde übrigens, wie hier besonders betont werden mag, von Schwendener selbst aufgefunden und abgebildet (894, 898 I, p. 175, Taf. IX, Fig. 1 und 2), nämlich die dreikantigen Cacteen. Fügen wir gleich hinzu, dass sich, wie Vöchting (894) gleichzeitig fand, zweikantige ebenso verhalten. Die dreikantigen Cacteen, die Schwendener untersuchte *(Cereus, Phyllocactus)* legen ihre Blätter in $^1/_3$-Spirale an. Während aber nun bei den Monokotylen, die dasselbe Stellungsverhältniss aufweisen,

---

1) Vergl. Anm. der vorhergehenden Seite.

2) Ich sehe hier ab von den Vegetationspunkten dorsiventraler Inflorescenzen. Für diese ist, wie aus Goebel's (880) Untersuchungen hervorgeht, die Hypothese der allseitig gleichmässigen Befähigung zur Organbildung ohne weiteres abzuweisen.

wie z. B. *Cyperus*, *Pandanus* u. a., die jungen Blattanlagen sehr schnell so in die Breite wachsen, dass sie etwa $^2/_3$ des Scheitelumfanges umfassen, bleiben sie bei den erwähnten Cacteen viel schmäler. In Folge dessen tritt zwischen ihnen, die allerjüngsten nicht ausgenommen, nicht nur kein seitlicher Contact ein, es bleiben sogar breite, klaffende Lücken zwischen ihnen offen, die auch späterhin nicht von den sich ausgestaltenden Blättern oder von sonst welchen anderen Bildungen in Anspruch genommen werden. Man erhält so den Eindruck, als bildeten die drei Blätter je eines Spiralumlaufes einen dreigliedrigen, mit dem vorhergehenden nicht alternirenden Quirl (Blatt 0, 1, 2; — 3, 4, 5 in Schwendener's Fig. 1, Taf. IX). Offenbar ist also auch der Scheitel dieser Cacteen nicht bestrebt, gleichmässig alle Punkte seiner Bildungszone zu Anlagen auswachsen zu lassen, sondern nur eine ganz bestimmte Anzahl genau localisirter, immer um 120° des Stengelumfanges von einander entfernter. Genau dasselbe hat für die von Vöchting (894) untersuchten zweikantigen Cacteen *(Lepismium, Phyllocactus)* Geltung. Bei ihnen tritt es sogar in mancher Hinsicht wegen der relativ noch grösseren Breite der Lücken schlagender hervor (vergl. Vöchting's Fig. 4, 6, 9 und 10, Taf. XXV).

Diese eigenartigen und für die mechanische Theorie sehr unbequemen Stellungsverhältnisse der Cacteen hatte Schwendener (894; 898 I, p. 176) mit einem „bestimmenden Einflusse der Rippenbildung auf die Vorgänge am Scheitel“ zu erklären gesucht, wobei er sich bewusst war, dass die Rippenbildung erst unterhalb der obersten Blattanlagen beginnt. „Zwischen den drei Rippen kann z. B. plötzlich eine vierte auftreten, womit dann natürlich auch eine Aenderung der Blattstellung verknüpft ist. Ebenso kann eine der Rippen mit einem bestimmten Blattkissen aufhören u. s. w.“ (p. 176). Dieser Erklärungsversuch wurde aber durch die Untersuchungen Vöchting's hinfällig, der umgekehrt eine zweifellose Abhängigkeit der Rippenbildung von den Blättern constatirte. „Die Bildung der Rippen an den Sprossen aller von uns untersuchten Arten ist von den Blättern abhängig. Tritt eine neue Blattzeile auf, so entsteht auch eine neue Rippe; erlischt eine Zeile, so endigt damit auch die Rippe“ (894, p. 485).

Schwendener (895; 898 I, p. 195) weiss darauf nichts zu erwidern, als dass die Cacteen bezüglich ihres Verhaltens in der Scheitelregion eine Ausnahmestellung einnähmen, und dass sie als „extrem-anomale“ Gewächse nicht geeignet seien, als Ausgangs-

punkt für Untersuchungen und Ueberlegungen zur Theorie der Blattstellungen zu dienen. Nun ist allerdings nicht ohne weiteres klar, inwiefern die eigenartigen biologischen Anpassungen, die allerdings die Cacteen zu einigermassen „anomalen“ Gewächsen stempeln, ihnen auch eine Ausnahmestellung für die Gesetze der Blattbildung garantiren, umsoweniger, als die cactusähnlichen Euphorbien, die ja im allgemeinen dieselben Eigenthümlichkeiten und Anomalitäten wie die Cacteen selbst aufweisen, „in Bezug auf die Stellung der jüngsten Blattanlagen keinerlei Besonderheiten“ darbieten, wie Schwendener selbst (894; 898 I. p. 177) feststellt.

Mag aber den Cacteen eine Ausnahmestellung zukommen oder nicht, — was die bei ihnen gefundenen Contactverhältnisse anbelangt, so haben wir oben gesehen, dass es eine ganze Reihe durchaus normaler Pflanzen giebt, bei denen der gleiche Mangel an Contact herrscht. Und was die interessanten Erscheinungen bei dem Uebergange von einem Stellungsverhältniss zu einem andern betrifft, die Vöchting (894) bei diesen Cacteen beschreibt — das Auftauchen grosser Lücken, und die plötzlichen unvermittelten Grössenänderungen der Entwickelungsfelder —, so vermag der Schwendener'sche Einwand von der Ausnahmestellung der Cacteen auch deren Beweiskraft gegen die mechanische Theorie nicht zu erschüttern, da sich, wie wir sofort sehen werden, dieselben Erscheinungen auch bei durchaus normalen Pflanzen nachweisen lassen.

Die bis jetzt nachgewiesenen Lücken an Vegetationspunkten stellten freibleibende Räume zwischen den einzelnen Anlagen dar. Es lassen sich nun aber auch Fälle nachweisen, wo grosse Lücken sich da aufthun, wo man eigentlich das Hervortreten einer Blattanlage erwarten sollte, wo also das Blatt einfach ausfällt, ohne dass man mechanische oder sonst welche Gründe dafür verantwortlich machen könnte, und ohne dass die Lücke jemals durch irgend etwas ausgefüllt würde.

Den ersten Nachweis solcher Lücken erbrachte Vöchting (894) beim Studium der Blattstellungsänderungen alater Cacteen. Man betrachte z. B. seine Fig. 7, Taf. XXIV, den Scheitel eines Sprosses, an dem die decussirte Stellung in $^1/_3$-Spirale übergeht. „Die Veränderung wird dadurch eingeleitet, dass über dem älteren Blattpaar kein Quirl, sondern nur eine Anlage entsteht; an Stelle der ausgebliebenen ist eine grosse Lücke vorhanden“ (p. 493). Der nächstfolgende Quirl ist wieder zweigliedrig, doch ist das eine Glied

ein wenig nach der Lücke hin, d. h. im Sinne der Herstellung der $^1/_3$-Stellung verschoben. — Genau entsprechend geschieht der Uebergang von der decussirten zur $^1/_2$-Stellung. Es fällt einfach ein Quirl aus. Und wenn die zweizeilige Stellung zu einer mehrzeiligen übergeht, so tritt einfach am Scheitel in einer Lücke oder in beiden eine neue Blattanlage auf.

Diesem eigenartigen Verhalten der Cacteen gegenüber berief sich Schwendener, wie wir sahen, auf deren Ausnahmestellung und „extreme Anomalität“. Aber bei den im folgenden zu schildernden Fällen wird diese Vertheidigung unwirksam. Dass es Fälle entsprechenden Verhaltens bei normalen Gewächsen, die ich anführen kann, verhältnissmässig wenige giebt — was übrigens ihre Beweiskraft nicht im mindesten beeinträchtigt —, kann nicht Wunder nehmen. Es gehört auch bei Pflanzen, die viel Stellungsänderungen aufweisen, schon eine grosse Anzahl von Untersuchungen dazu, die gewünschten Uebergänge im geeigneten Stadium an einem Scheitelpräparat zu finden. Und bei der grossen Mehrzahl der daraufhin geprüften Pflanzen vollziehen sich die Uebergänge unter Raumausnutzung, also ohne Lückenbildung. Schliesslich ist auch bei denjenigen Objecten, bei denen ich Lückenbildung feststellen konnte, nicht jeder Uebergang mit dieser verbunden, es kommen auch Stellungsänderungen nach anderem Typus vor.

Wieder sind es Scrophulariaceen, bei denen sich die gesuchten Fälle am ehesten fanden. In Fig. 18—20, Taf. II sind Scheitel von *Linaria purpurea* darstellt, welche die gesuchte Uebergangsform deutlich zeigen. Ehe wir zu ihrer Betrachtung übergehen, mögen einige Worte über den Befund an der Pflanze selbst vorausgeschickt werden. Man findet bei *Linaria purpurea* sehr häufig Keimlinge, Seitenzweige oder Erneuerungssprosse, die mit decussirter Blattstellung beginnen, dann aber dreigliedrige Quirle bilden. Auch diese Stellung braucht nicht constant zu bleiben; es giebt überhaupt wenig Pflanzen, bei denen so verschiedenartige Blattstellungen nebeneinander vorkommen wie *Linaria purpurea*. Wir werden später noch darauf zu sprechen kommen. (Vergl. übrigens A. Braun 867, p. 215). Der Uebergang findet gewöhnlich direct derart statt, dass auf einen normalen zweigliedrigen Quirl unmittelbar ein dreigliedriger folgt, dessen eines Blatt regelrecht im rechten Winkel zur Ebene des vorhergehenden Quirls steht, während die beiden anderen Blätter einander genähert und vom

dritten Blatt um mehr als 120° entfernt sind. Darauf folgt dann entweder direct ein normaler dreigliedriger Quirl in Alternation, oder es wird erst nochmals ein zweigliedriger eingeschoben, und es beginnen dann erst die normalen dreizähligen Wirtel. Nicht gerade selten findet aber der Uebergang nach einem anderen Typus statt: auf den letzten zweigliedrigen Quirl, dessen beide Blätter entweder in der normalen Divergenz von 180° von einander entfernt inserirt sind, oder auf der einen Seite einander ein klein wenig genähert erscheinen, folgt ein einzelnes Blatt. An dieses schliessen sich unmittelbar regelrechte dreigliedrige Quirle an, und zwar derart, dass dem einzelnen Blatte das eine, in der Entwickelung etwas voraneilende Glied des untersten Wirtels opponirt ist.

Diesem letzteren Uebergangstypus entspricht genau das, was wir an dem in Fig. 18, Taf. II abgebildeten Scheitel eines Keimpflänzchens von *L. purpurea* sehen. I I sind die Blätter des vorletzten zweizähligen Quirles, sie haben durchaus normale Lage. II II, die Blätter des letzten zweigliedrigen Quirles, sind einander an der Unterseite (der Figur) ziemlich genähert. In die grössere (obere) Lücke fällt das unpaare Blatt III, und es folgt der dreigliedrige Wirtel IV_1 IV_2 IV_2, dessen dem Blatt III gegenüberstehendes Glied IV_1 etwas grösser ist als IV_2 IV_2.

Von entscheidender Wichtigkeit für die uns beschäftigende Frage sind nun Fig. 19 und 20, Taf. II, die etwas jüngere Stadien desselben Ueberganges darstellen. Die Stellungsänderung ist hier gerade eingeleitet. I I sind wieder die Blätter des vorletzten, II II die des letzten zweigliedrigen Quirles. Letztere lassen eine kleine einseitige Näherung erkennen. Dieser gegenüber steht das unpaare, eben angelegte Blatt III. Der Vegetationskegel selbst schickt sich eben an, die bei der Bildung dreizähliger Wirtel typische Dreiecksform anzunehmen. In dem, in den Figuren abgebildeten Stadium klafft dem Blatte III gegenüber eine weite Lücke, in der man nach den Anschauungen der Contact-, Anschluss- und Drucktheorie unbedingt die Anlage für ein mit III zu einem Blattpaare zusammentretendes Blatt erwarten muss. Das bleibt aber aus, die Lücke bleibt offen.

Ausser *Linaria purpurea* wurde noch eine grosse Anzahl anderer *Linaria*-Arten auf Uebergänge in der Blattstellung untersucht. Bei der ausserordentlich grossen Mannigfaltigkeit, die gerade bei Linarien bezüglich der Anordnung der Blätter herrscht (vergl. A. Braun 867, p. 215), gelingt es auch verhältnissmässig rasch,

geeignete Scheitelansichten zu bekommen. Es würde zu weit führen, wollte ich alle die verschiedenen Modi des Ueberganges, die sich nach verschiedenen Typen anordnen lassen, eingehend behandeln; ich muss mich hier mit dem Hinweis auf Fig. 5—8, Taf. I begnügen, wo Uebergangsformen von decussirter zu spiraliger Stellung bei *Linaria littoralis*, *repens* und *maroccana* wiedergegeben sind[1]). Es wollte mir aber nicht glücken, noch bei einer anderen *Linaria* am Scheitel dieselbe Form des Ueberganges zu finden, wie bei *L. purpurea*, wo also beim Verlassen der decussirten Stellung und Einleitung der dreigliedrigen Quirlstellung einfach ein Glied ausfiel.

Dagegen fanden sich innerhalb der Gattung *Antirrhinum* zwei Species, bei denen ich den gleichen Uebergangsmodus auch in erster Anlage am Scheitel fand. Fig. 10, Taf. I giebt ihn für *Antirrhinum assurgens*, Fig. 21, Taf. II für *A. majus* wieder. Bei der ersterwähnten Species lässt sich an jungen Keimlingen — von einem solchen stammt auch die Scheitelansicht Fig. 11 — feststellen, dass die gesuchte Art des Ueberganges verhältnissmässig gar nicht allzuselten ist. Man findet wieder oberhalb des letzten decussirten Blattpaares das Internodium mit dem einen unpaaren Blatt und daran anschliessend die dreigliedrigen Wirtel. Dem entspricht unsere Fig. 11, zu deren Erläuterung wir daher wohl nichts mehr hinzuzufügen brauchen. — Fig. 21 stellt den Scheitel eines Seitensprosses von *Antirrhinum majus* dar. Sein Mutterspross trug dreigliedrige Quirle. Wie man sieht, auch hier dieselbe — bei dieser Art übrigens ziemlich seltene — Form des Ueberganges.

Schliesslich kann ich noch ein ähnliches Vorkommniss bei *Fuchsia conica* anführen. Zwei und dreizählige Quirle sind an den Zweigen dieser Pflanze ungefähr gleich häufig, Uebergänge zwischen beiden Stellungsverhältnissen nichts Seltenes. Doch geschieht die Stellungsänderung nicht nach dem gesuchten Typus, sondern so, dass sich unvermittelt an das letzte Blattpaar gleich ein Dreierwirtel mit ungefähr normalen Divergenzen anschliesst. Nicht allzu selten kommen bei *F. conica* auch Zweige mit viergliedrigen Quirlen vor, und an solchen hatte ich mehrfach die Beobachtung gemacht, dass sie unvermittelt gelegentlich wieder zur Bildung dreizähliger

1) Ohne Contact vollzieht sich, wie oben (p. 12) schon dargethan wurde, auch bei diesen Species die Stellungsänderung. Sie kommen jetzt für uns nur nicht in Betracht, weil dabei keine ganze Anlage wegfällt. Vergl. auch Vöchting (898, p. 440).

Quirle zurückkehren. Daraufhin suchte ich einen solchen Uebergang am Scheitel selbst zu finden, was mir auch in einem Falle gelang. Er ist in Fig. 22, Taf. III abgebildet. Nachdem der in der Figur nur noch durch den inneren Contour des einen Blattes angedeutete Viererquirl noch ganz regelmässig gewesen war, zeigt der nächstfolgende mit II bezeichnete Wirtel insofern eine kleine Unregelmässigkeit, als zwei seiner Blätter mit ihren Rändern ein wenig übereinander geschoben sind. Der nächste Quirl III ist nur noch dreizählig, und zwar ist er das, wie die Stellung der drei Blätter zeigt, einfach durch den Ausfall eines Gliedes geworden. Da, wo der vorhergehende Wirtel die kleine Unregelmässigkeit aufweist, ist das Glied ausgefallen und an seiner Stelle befindet sich eine beträchtliche Lücke. Offenbar entstehen nun auch für den nächsten Quirl, von dem allerdings noch nichts zu erkennen ist, nur drei Blätter, und zwar wahrscheinlich an den durch ein Kreuzchen markirten Stellen des Scheitels.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sich diese wenigen Beispiele noch erheblich vermehren lassen. Freilich müsste man ziemlich aufs Gerathewohl suchen, da in der Literatur Angaben fehlen, die Anhaltspunkte dafür liefern könnten, wo man zu suchen hat. Ich habe nur eine bei D. Clos (885) gefunden, der einen Spross von *Anagallis phoenicea* beschreibt. Unten trug dieser opponirte Blätter in regelmässiger Decussation, worauf dann statt zweier opponirter ein einzelnes und dann drei im Wirtel stehende Blätter folgten. Offenbar kommt hier der gesuchte Uebergangsmodus ebenfalls vor.

Indessen die von uns gegebenen Beispiele dürften für den Nachweis genügen, dass es auch durchaus normale Gewächse giebt, bei denen die von Vöchting für Cacteen entdeckte Lückenbildung bei Blattstellungsänderungen vorkommt. Wie stimmen nun diese unsere Ergebnisse zu den Voraussetzungen der zweiten Hilfshypothese, die, wie wir sahen, für die Schwendener'sche Anschlusstheorie nothwendig ist? Diese besagte, dass ein jeder Punkt auf der Neubildungszone eines wachsenden Scheitels die Befähigung und das Bestreben hat, Mittelpunkt einer Neuanlage zu werden. Es ist ohne weiteres ersichtlich, dass diese Annahme den Resultaten unserer Untersuchungen gegenüber unhaltbar ist. Sowohl bei den Cacteen, wie bei den Linarien etc. fanden wir Scheitel, die nicht auf dem ganzen Umfange ihrer Neubildungszone zur Organbildung schritten, die vielmehr auch an solchen Stellen keine Anlage her-

vortreten liessen, wo man eine solche gerade erwartete. Irgend ein äusserer, mechanischer Hinderungsgrund war in keinem Falle erkennbar. Wir kommen daher mit Nothwendigkeit zu der Annahme, dass aus inneren — vorläufig nicht weiter analysirbaren — Gründen nur ganz bestimmte Punkte des Scheitelumfanges bestrebt sind, Centren für Neuanlagen zu werden, während — wiederum aus inneren Gründen — ganz bestimmten anderen Punkten das Bestreben und vielleicht auch die Fähigkeit dazu abgeht. Mit anderen Worten, es ist keineswegs ein jeder Punkt der Neubildungszone eines Vegetationskegels dem anderen gleichwerthig, nicht alle können Centren neuer Bildungsheerde werden, und die zweite Hilfshypothese der Contacttheorie ist unhaltbar.

Vielleicht aber könnten uns die Vertreter der mechanischen Theorie hier den Einwand erheben, dass wir es in den eben geschilderten Beispielen mit Fällen des seltenen „Abortus" an vegetativen Zweigen zu thun hätten, und für den Abortus habe ja Schwendener (878, p. 108) eine mechanische Erklärung gegeben. Sehen wir also, was es mit dieser Erklärung auf sich hat. Sie lautet: „Es ist bekannt, dass die Anlegung eines „fehlgeschlagenen" Organes oft noch stattfindet, aber auf wenige Zelltheilungen beschränkt bleibt, so dass die junge Anlage nicht einmal nach aussen vorspringt und später spurlos verschwindet. Gehen wir in Gedanken noch einen Schritt weiter, so reducirt sich der Vorgang auf eine einzige Zelltheilung, die sich unserer Wahrnehmung leicht entzieht und zuletzt nothwendig ebenfalls unterbleibt. Aber auch die ungetheilte Zelle kann noch Veränderungen eingehen, welche als Einleitung zur Organbildung und deshalb als Beginn derselben zu betrachten sind. Und wenn diese organbildende Thätigkeit gehemmt wird, bevor die erste Theilung stattgefunden, so bezeichnet eine solche Zelle immer noch einen Punkt, wo die Anlegung seitlicher Sprossungen unmöglich geworden ist. Wir sehen natürlich in einem gegebenen Falle nichts von dem Hinderniss, welches der kaum begonnenen Bildungsthätigkeit Schranken setzt; allein wir begreifen, dass die nämlichen Kräfte, welche die allmähliche Verkümmerung des Organs verursachten, auch auf dieser letzten Stufe noch wirksam sein müssen. Es ist somit auch jetzt noch etwas Reelles, was den betreffenden Punkt unfähig macht, das Bildungscentrum eines Organes zu werden; es ist ein mechanischer Factor im Spiel, nicht bloss ein idealer Plan. Wie lange dieser letzte Rest eines rudimentären Organes durch Vererbung

übertragbar[1]) bleibt, bis er endlich unter dem Einfluss der fortschreitenden Metamorphose Null wird, darüber fehlen uns allerdings bestimmte Anhaltspunkte; wir werden aber kaum irre gehen, wenn wir auch in diesem Falle eine ganz allmähliche Verkümmerung annehmen und demgemäss die Vorstellung festhalten, dass die Verumständungen, die solche unsichtbare Ueberbleibsel herbeiführen, in einer ziemlichen Anzahl von Fällen die Blattstellung beeinflussen. Das resultirende Stellungsverhältniss ist alsdann genau dasselbe, wie wenn die fehlgeschlagenen Organe angelegt worden, dann aber in der Entwickelung zurückgeblieben wären, ob es ein Vorblatt, das auf diese Weise verschwunden, oder eines von fünf Kelchblättern, ob die Blumenkrone oder ein Staubgefässquirl: immer wird man, um der Theorie zu genügen, das Fehlende in Gedanken zu ersetzen haben, weil thatsächlich die entsprechenden Causalbeziehungen noch vorhanden sind“ (p. 108/109). Und noch jüngst wird (Schwendener 899, p. 98) Vöchting gegenüber zur Erklärung der Thatsache, „dass das constante Fehlschlagen der Vorblätter bei *Linaria* und manchen anderen Scrophulariaceen bekanntlich keine Stellungsänderungen bewirkt“, die Erwägung angeführt, „dass die entsprechenden Stellen am Mutterorgan nicht mehr organbildend wirken können und folglich nur noch als passive Hindernisse, gleichsam als „Ausweichsteine“ in Betracht kommen.“

Schumann (889, p. 351), der im allgemeinen der Ansicht ist, „dass dann, wenn die Glieder vollständig abortirt sind, wenn man also vom Ablaste sprechen kann, die real nicht existirenden Organe auch keine Contactwirkungen hervorrufen werden“, hält immerhin die Schwendener'sche mechanische Erklärung für die Wirkung des Abortus für „sehr beherzigenswerth“.

Wir haben diese Abortustheorie Schwendener's deswegen so ausführlich citirt, weil sie uns in ganz auffallendem Widerspruch zu den Voraussetzungen seiner Blattstellungstheorie und insbesondere der zweiten Hilfshypothese zu stehen scheint. Schwendener macht hier selbst die Annahme, dass gewisse ganz bestimmte Punkte einer Neubildungszone zur Organbildung unfähig sind. Damit ist die zweite Hilfshypothese, deren Geltung wir als nothwendige Voraussetzung der Anschlusstheorie erkannten, durchbrochen. Das Wichtigste dabei ist aber, dass diesen Punkten die Unfähigkeit zur Organbildung aus inneren durch Vererbung ge-

1) Von mir hervorgehoben. W.

regelten Gründen zugesprochen wird. Der Ort eines neuentstehenden Organes ist ja nach der mechanischen Theorie lediglich durch äussere Factoren gegeben; durch die Nothwendigkeit des unmittelbaren Anschlusses und die Grösse der Anlage ist er bestimmt. Keineswegs aber ist er durch innere Gründe oder gar durch Vererbung fixirt. Diese Punkte aber, wo wir aus vergleichend-morphologischen Gründen die Annahme des Abortus eines Organes nicht umgehen können, die früher dagewesenen Organen entsprechen, jetzt aber in Folge unbekannter Ursachen ihre Fähigkeit zur Organbildung verloren haben, — deren Ort ist bis auf die einzelne Zelle genau durch erbliche Uebertragung fixirt. Denn anzunehmen, dass solche unter Umständen auf eine einzige Zelle reducirten „letzten Reste rudimentärer Organe" dieselben Contactbeeinflussungen erleiden könnten, wie ganze Organanlagen, wäre absurd. Wenn nun also noch die letzten Ueberbleibsel einst dagewesener Organe so genau durch Vererbung localisirt sind, ist es dann nicht nothwendig, die gleiche erbliche Localisirung auch für die Organe selbst zu verlangen? Das thut aber die mechanische Theorie nicht. Sie nimmt z. B. bei denjenigen Scrophulariaceen, deren Vorblätter fehlschlagen, an, dass gerade die Punkte, wo man die Vorblätter erwarten sollte, aus inneren Gründen nicht mehr organbildend wirken können. Dass es gerade diese Punkte sind, erklärt sich nach den Gesetzen der Vererbung daraus, dass früher gerade da immer Organe, Vorblätter gebildet worden sind. Bei denjenigen Arten aber, die noch Vorblätter bilden, erklärt sich der Umstand, dass diese lateral an ganz bestimmten Punkten erscheinen, keineswegs etwa daraus, dass von jeher gerade da immer die Vorblätter gebildet worden sind, noch sind irgend welche andere inneren Gründe daran schuld. Hier entscheiden lediglich die Contactverhältnisse über den Ort ihres Erscheinens. „Ist es nun wahrscheinlich, dass eine so eigenartige Stellung das eine Mal durch innere Kräfte, ein anderes Mal durch Contact- und Druckverhältnisse herbeigeführt werde?", so können wir mit einer kleinen Aenderung mit Schwendener's (899, p. 98) eigenen Worten fragen.

Wir glauben nachgewiesen zu haben, dass die Schwendener'sche Abortustheorie mit den Principien der mechanischen Theorie unvereinbar ist. Insbesondere stimmen ihre Voraussetzungen nicht zu denen der zweiten Hilfshypothese. Damit scheiden aber auch die Thatsachen, die seiner Zeit Schwendener zum Aufstellen der Abortustheorie veranlassten, aus der Reihe der Fälle aus, die

durch die mechanische Theorie — ihre Richtigkeit vorausgesetzt — erklärbar wären.

Schliesslich sei noch auf eine Kategorie von Erscheinungen hingewiesen, die ebenfalls gegen die Giltigkeit der zweiten Hilfshypothese sprechen: die zeitlichen Differenzen in der Entstehungsfolge mancher Anlagen, für die sich äussere Ursachen nicht erkennen lassen. Natürlich meine ich hier nicht intercalare Einschaltungen, für die der Raum, auf dem sie hervortreten, erst durch nachträgliche Dehnung geschaffen wird, wie dies z. B. für die unteren Staubgefässe der Rosifloren gilt. Nur solche Fälle kommen für uns hier in Betracht, wo der Raum für die später auftretenden Organanlagen schon in seiner definitiven Gestalt und Grösse vorhanden ist, aber vorläufig unbesetzt bleibt, ohne dass man äussere Hindernisse, Druck- oder Contactwirkungen dafür verantwortlich machen könnte. Beispiele für ein solches Verhalten bietet vor allem die Blüthenmorphologie. Ich kann daher hier nicht näher darauf eingehen, sondern möchte mich unter Hinweis auf die hauptsächlichsten einschlägigen Werke (Hofmeister 868, p. 462, Eichler 875, Schwendener 878, p. 110, Schumann 890, bes. p. 481, Čelakovský 899) mit der Anführung zweier Beispiele begnügen.

Das eine betrifft die von Racine (889) studirte Blüthenentwickelung der Loasaceen. „Die Entwickelungsgeschichte der Blüthe der Loasaceen lehrt, dass einmal bei *Cajophora* der äussere Kreis (der Staubgefässanlagen) in Gestalt von fünf Primordien auftritt, das andere Mal bei *Loasa* der innere, ohne dass die Raumfrage dabei den geringsten Einfluss ausübte. Wenn dieselbe das Entscheidende wäre, müsste bei der gleichen Ausbildung des Receptaculums stets zuerst der eine, den Petalis superponirte Kreis entstehen, welcher räumlich der begünstigte ist, wie es bei *Loasa* auch der Fall ist. Wenn trotz der ungünstigen Lage aber bei *Cajophora* der äussere Kreis zuerst erscheint, ist man gezwungen, a priori gegebene Beanlagung und Vererbung an Stelle der mechanischen Raumfrage zur Erklärung heranzuziehen“ (p. 45).

Das andere Beispiel ist für uns von besonderer Wichtigkeit, da es sich ausserhalb der Blüthe, in der vegetativen Region findet, und zwar bei der Achselsprossbildung einiger Euphorbien. Im allgemeinen haben nach Wetterwald (889) die Euphorbien normale laterale Stellung der zwei ersten Blätter am Achselspross. Nur bei *Euphorbia grandidens, E. magnidens, E. canariensis, E. virosa*

und *E. helicothele* beginnt die Blattbildung mit der Anlegung eines einzigen, einzeln am Vegetationspunkte stehenden Blattes. Dieses entsteht nun bei den beiden erstgenannten Arten seitlich von der Medianebene des Tragblattes, und wir sind mit Wetterwald zu der Frage berechtigt, wie man es sich vom rein mechanischen Standpunkte aus zu erklären habe, warum auf der anderen Seite unter gleichen Druck- und Raumverhältnissen das zu erwartende Blatt nicht angelegt wird, resp. erst so sehr viel später erscheint.

Uns lehren diese Beispiele, denen sich, wie erwähnt, aus dem Gebiete der Blüthenmorphologie noch eine Anzahl anderer anreihen liessen, wieder einige Fälle kennen, für die die zweite Hilfshypothese der mechanischen Theorie unrichtig ist. Von dem Scheitel der erwähnten Euphorbien-Achselsprosse kann man unter keinen Umständen behaupten, dass er das Bestreben habe, jeden Punkt seines Umfanges als Centrum einer Neuanlage hervorzuwölben. Aeussere Gründe sind nicht vorhanden, die den dem ersten, gerade ausgegliederten Blatte gegenüberliegenden Theil des Scheitels am Austreiben hindern könnten. Man muss also annehmen, dass diese Partie aus inneren Gründen vorläufig noch unfähig zur Organbildung ist. Und es ist auch bei den Loasaceen das Blüthenprimordium nicht ringsum gleichmässig zur Organbildung befähigt, sondern wenigstens in einem gewissen Stadium der Blüthenentwickelung sind gewisse Punkte des Vegetationspunktes aus inneren Gründen nicht fähig, zu Neubildungsheerden zu werden, obwohl es ihnen die Raum- und Contactverhältnisse erlauben würden. —

Es war unsere Aufgabe in diesem Abschnitte, die Richtigkeit der zweiten Hilfshypothese zu prüfen, welche die Schwendener'sche Theorie nothwendig macht. Diese Hypothese besagte, dass in der Querzone, in welcher die Anlegung neuer Organe eingeleitet wird, alle Punkte in gleicher Weise befähigt und bestrebt sind, zum Centrum neuer Anlagen zu werden. Unsere Untersuchung hat das Ergebniss gehabt, dass die Voraussetzungen dieser Hypothese mit den Thatsachen in Widerspruch stehen. Da sie nun aber eingestandenermaassen für die Theorie des unmittelbaren Anschlusses, des lückenlosen Contactes nothwendige Voraussetzung ist, so kommen wir auch auf diesem Wege zu dem Resultat, dass der lückenlose Contact eine gegebene Thatsache weder ist noch sein kann. Daher ist dieses Postulat des Anschlusses auch ungeeignet, als Grundstein für eine Theorie zu dienen.

Was schliesslich

die dritte Hilfshypothese

betrifft, wonach die jungen Anlagen, sowie sie mit der ersten Zelltheilung auftreten, sofort auf der ganzen Fläche ihres Entwickelungsfeldes das Entstehen anderer Neubildungen verhindern, so wurde oben (p. 17) auseinandergesetzt, warum ihre Annahme eine Nothwendigkeit für die Schwendener'sche Theorie ist. Ihre Prüfung können wir uns auf später versparen, bis wir untersucht haben, ob die Grösse der Anlagen wirklich als gegeben angenommen werden darf. Denn es ist klar, dass die Hypothese nur dann von Bedeutung für die mechanische Theorie sein kann, wenn das letztere der Fall ist.

b) Die Grösse der Anlagen.

Das zweite Postulat der Schwendener'schen Theorie war, wie wir fanden, dass sie die „relative Grösse der Anlagen" als morphologisch gegeben ansieht. Das Grössenverhältniss zwischen dem Durchmesser der Anlage und dem Gesammtumfange des Vegetationskegels wird als „nahezu constant für die gleichnamigen Organe eines Sprosses (Laubblätter, Bracteen, Blüthen etc.)" hingestellt. Doch wird die Querschnittsgrösse von den jungen Organen nicht ganz streng eingehalten, sie kann geringe Schwankungen zu Gunsten der Raumausfüllung erfahren. So würden z. B. auf einem Raume, der nach genauer Berechnung nur 9,7 Anlagen von der Grösse der vorhergehenden fasst, in Wirklichkeit deren 10 (natürlich entsprechend kleinere) erzeugt werden; umgekehrt 9 entsprechend grössere, wenn der Raum etwa für 9,3 Anlagen von Normalgrösse ausreichen würde (Schwendener 878, p. 58). Als absolut constant wird also weder die Grösse der Anlagen (auch gleichnamiger), noch die des Scheitelumfanges angesehen.

Aber auch grössere Schwankungen des relativen Grössenverhältnisses werden zugegeben. „Das Verhältniss zwischen dem Durchmesser der seitlichen Organe und dem Gesammtumfang des Systems erfährt schon innerhalb der vegetativen Sphäre . . . nicht unerhebliche Schwankungen, welche unter Umständen ein gegebenes Stellungsverhältniss in ein davon gänzlich verschiedenes überführen. Quirle gehen z. B. in Spiralen, Spiralstellungen nach $^1/_2$, $^1/_3$ . . . in solche mit höheren Divergenzen oder in andere Reihen über etc."

(Schwendener 878, p. 112). Solche Stellungsänderungen sind nun etwas sehr verbreitetes. Beispiele dürften Jedermann in genügender Anzahl gegenwärtig sein. Ich möchte nur daran erinnern, dass bei weitaus den meisten Dikotyletoneen mit Spiralstellung die Keimlingsachsen, ehe sie ihre Blätter in spiraliger Reihenfolge abgliedern, die decussirte Blattstellung einhalten, und verweise im übrigen auf die zahlreichen Angaben in der Literatur (z. B. A. Braun 831, p. 338; 867, p. 215; Delpino 883, p. 192; de Vries 892, p. 86 u. a.). Bei allen diesen Fällen handelt es sich um verschiedene Anordnung gleichnamiger Organe, und zwar nicht nur an verschiedenen Individuen derselben Species, sondern auch an verschiedenen Achsen desselben Stockes, ja an ein- und demselben Sprosse im Verlaufe seiner Entwickelung. Da nun nach Schwendener alle diese Blattstellungsverschiedenheiten und Aenderungen auf Aenderungen und Verschiedenheiten in der relativen Grösse der Anlagen beruhen, so ist es bei der grossen Verbreitung solcher Vorkommnisse wohl nicht ohne weiteres gerechtfertigt, die relative Grösse der Anlagen als constant vorauszusetzen. Auch für gleichnamige Organe nicht.

Wenn das Grössenverhältniss zwischen dem Durchmesser der Organe und der Peripherie des Scheitels eine Aenderung erfährt, so können, wie leicht ersichtlich ist, die Ursachen zwei sein. Entweder hat sich bei gleich bleibendem Umfange des Vegetationskegels die absolute Grösse der Anlagen geändert, oder aber diese ist constant geblieben, und der Umfang der Achse hat sich vergrössert oder verkleinert. A priori ist beides wohl denkbar.

Die mechanische Theorie macht nun aber hier die Hilfsannahme, dass bei solchen Aenderungen des Grössenverhältnisses im wesentlichen nur der Umfang der Achse variirt. Die absolute Grösse der Anlagen wird als annähernd constant betrachtet. „Da die Grösse der Blattanlagen erfahrungsgemäss geringere Schwankungen als der Umfang der Achse zulässt, so wird die relative Grösse der Anlagen zum Scheitelumfang sich bei kräftigen Sprossen verkleinern müssen“ (Weisse 899, p. 378).

Diesen Voraussetzungen der mechanischen Theorie gegenüber werden wir vor allem folgende zwei Punkte zu untersuchen haben: Erstens: ist es eine Thatsache, dass die Grösse des Scheitels selbst in grösserem Maassstabe variiren kann, während die absolute Grösse der Anlagen als nahezu constant zu betrachten ist?, und

zweitens: gehen thatsächlich immer Stellungsänderungen mit Aenderungen in der relativen Grösse der Anlagen Hand in Hand?

Ehe wir uns indessen der Prüfung der ersten Frage zuwenden, sei die folgende Ueberlegung vorausgeschickt. Dass, die Theorie des unmittelbaren Anschlusses als richtig vorausgesetzt, bei Aenderungen in der relativen Grösse der Anlagen oder Entwickelungsfelder Stellungsänderungen eintreten müssen, ist ebenso sicher wie die Thatsache, dass sich solche zeigen, wenn man Reihen sich berührender Kreise übereinander zeichnet und deren Durchmesser vergrössert oder verkleinert. Schwendener hat das mit wünschenswerthester Exactheit bewiesen und durch Figuren veranschaulicht. Selbstverständlich liegt es uns vollständig ferne, diese Thatsache irgendwie bezweifeln zu wollen. Da nun aber, wie wir im ersten Abschnitt bewiesen zu haben glauben, die Theorie des unmittelbaren Anschlusses nicht aufrecht erhalten werden kann, so ist man nicht mehr zu der Folgerung gezwungen, dass Grössenänderungen der Anlagen nothwendig Stellungsänderungen im Gefolge haben müssen. Denn es ist klar, dass man Kreise von beliebig verschiedenem Durchmesser in constante räumliche Lagebeziehungen zu einander bringen kann, wenn die Forderung gegenseitiger Berührung fallen gelassen wird (vergl. Fig. 42, Taf. IV). Bei mangelndem Contacte sind also die relativen Grössen der Anlagen ohne Bedeutung für die resultirenden Stellungsverhältnisse. So steht und fällt das eine Postulat der mechanischen Theorie mit dem anderen, und für die Fälle, wo nachgewiesenermassen kein Contact besteht, gilt ohne weiteres, dass die relative Grösse der jungen Organe nichts zum Zustandekommen einer bestimmten Blattstellung beiträgt. Auch wenn also in einem solchen Falle die Stellungsänderung wirklich mit einer relativen Vergrösserung oder Verkleinerung der Anlagen verknüpft ist, auch dann müssen wir einen causalen Zusammenhang zwischen den beiden Erscheinungen bis auf weiteres leugnen.

Wir wenden uns nun zur Prüfung des ersten Punktes, haben also zu untersuchen, ob wirklich die absolute Grösse der Anlagen nahezu constant ist, während die des Scheitelumfanges grösseren Schwankungen unterworfen sein kann. Wenn diese Hilfshypothese der mechanischen Theorie zu Recht besteht, so müssen nothwendiger Weise gleichwerthige, aber verschieden starke Achsen ein- und derselben Pflanze verschiedene Stellungsverhältnisse aufweisen. Bei quirliger Stellung müsste der stärkere Spross höher-

gliedrige Wirtel tragen als der schwächere. Eine und dieselbe Stellung aber an verschieden starken Achsen könnte nicht vorkommen.

In der That wird auch, soweit ich die Literaturangaben übersehen kann, fast allgemein angegeben resp. angenommen, dass bei solchen auffälligen Stellungsänderungen immer eine Dickenzunahme oder Abnahme der Achse zu bemerken sei. Bekanntlich kommen bei fast allen Pflanzen mit decussirter Blattstellung nicht selten Zweige mit alternirenden dreigliedrigen Quirlen vor; diese sollen nun immer besonders kräftig entwickelte sein. Ebenso bei Pflanzen, bei denen normal verschiedene Stellungen vorkommen. Ein Beispiel für viele. *Banksia verticillata* ist sehr wechselnd in der Blattstellung, unter anderem kommen 3—5gliedrige Quirle vor. Weisse (894, p. 291) bemerkt dazu: „Die Zahl der angelegten Elemente ist um so grösser, je kräftiger die Knospe ist; die dreigliedrige Quirlstellung findet sich daher nur an relativ dünnen Aesten." Nur J. Klein (892, p. 493) giebt ausdrücklich an, dass Grössenänderung von Sprossen durchaus nicht immer von Stellungsänderungen begleitet ist.

Der Ansicht, dass sich die mehrgliedrigen Stellungsverhältnisse vor allem an kräftigen Achsen finden müssen, liegt die Vorstellung zu Grunde, dass kräftiger entwickelte Sprosse auch Vegetationspunkte von grösserem Umfange haben als schwache. Diese Vorstellung ist aber unbegründet. Ich habe mich durch directe Messung davon überzeugt, dass allerdings oft die Scheitel besonders üppiger Zweige grösser sind als die schwach entwickelter, dass aber dieser Unterschied häufig bei weitem geringer ist, als man nach den Verschiedenheiten der fertigen Internodien erwarten sollte, ja dass er völlig verschwinden, dass sogar eine Umkehrung des Verhältnisses stattfinden kann, sodass also der Scheitel dünner Zweige grösser ist als der dickerer (Linarien; *Erica taxifolia*, wo 2—8-gliedrige Wirtel nebeneinander vorkommen; *Nerium oleander*; wirteltragende „Wassersprosse" vieler Arten mit decussirter Blattstellung; *Cupressus*- und *Juniperus*-Arten u. a.). Es ist also unstatthaft, aus den Dickenverhältnissen eines Sprosses Rückschlüsse auf die Grösse seines Vegetationspunktes zu ziehen, so wie es verkehrt wäre, etwa aus der verschiedenen Grösse von Blättern desselben Zweiges zu schliessen, dass deren Anlagen ungleich gross gewesen seien (vergl. Weisse 899, p. 365).

Vor allem aber ist die Thatsache selbst zu bestreiten, dass an verschieden starken Trieben derselben Pflanze auch die Blatt-

stellung verschieden ist. Für manche Pflanzen mag das ungefähr zutreffen, z. B. für Coniferen (s. Geyler 867). Für eine grosse Anzahl anderer Pflanzen ist es entschieden unrichtig. Man findet z. B. bei der erwähnten *Erica taxifolia* dieselbe Stellung, etwa 6gliedrige Wirtel, an relativ sehr starken Aesten wie an relativ ganz schwachen. Diesen letzteren gegenüber giebt es wieder bedeutend stärkere Zweige, die nur 3- oder 4zählige Quirle tragen. Es kann überhaupt jede bei *Erica taxifolia* vorkommende Blattstellung an jeder Achse auftreten, gleichviel ob diese sehr dünn, oder ob sie sehr dick ist. Und das Gleiche gilt für fast alle Pflanzen, die überhaupt verschiedene Stellungsverhältnisse erkennen lassen; es ist wohl überflüssig, mehr Beispiele anzuführen. Nur auf die dreiwirteligen „Wasserschosse" decussirt beblätterter Gewächse sei noch hingewiesen, weil für sie die irrige Meinung besonders verbreitet ist, dass sie immer die relativ stärksten Achsen des ganzen Stockes seien (vergl. z. B. Jacobasch 900, auch Schwendener 878, p. 133). Bei genauem Zusehen wird man sich sehr bald davon überzeugen, worauf, wie erwähnt, J. Klein (l. c.) schon hinweist, dass dasselbe Individuum noch mindestens ebensoviele andere Wasserschosse trägt, deren Umfang und Ueppigkeit diejenige der dreiwirteligen erreicht oder erheblich übertrifft, ohne dass dabei die allergeringste Störung in der normalen Decussation der Blätter eingetreten wäre. Andererseits kommen an sehr schmächtigen Zweigen dreigliedrige Quirle vor. — Es muss nach alledem als unzulässig bezeichnet werden, zwischen dem Umfange eines Sprosses und seiner Blattstellung ohne weiteres einen causalen Zusammenhang zu construiren.

Wir sehen also, dass uns der Befund am fertig ausgewachsenen Spross, auch wenn wir uns auf den Boden der mechanischen Theorie stellen, keine oder nur falsche Schlüsse auf die Factoren zu ziehen erlaubt, welche die Blattstellung an ihm bedingt haben. Wenn wir daher oben aus der Hilfsannahme der mechanischen Theorie, dass die absolute Grösse der Anlagen nahezu constant, diejenige des Scheitelumfanges ziemlich variabel sei, den Schluss zogen, dass hiernach gleichwerthige Achsen ein- und derselben Pflanze bei verschiedener Stärke auch verschiedene Blattstellungen haben müssen, so meinten wir nicht die Stärke der ausgewachsenen Achse, sondern diejenige des Vegetationspunktes.

Dass dessen Grösse nicht unbeträchtlichen Schwankungen unterworfen sein kann, lässt sich nicht leugnen. Es giebt vielleicht

keine Pflanze, bei der alle Scheitel aller Haupt- und Nebenachsen gleich gross sind. Das gilt auch für solche, die sich im allgemeinen durch ausserordentliche Constanz der Blattstellung auszeichnen, wie z. B. die decussirten Caryophyllaceen. Schon daraus ergiebt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit — und für die Anhänger der mechanischen Theorie ist es sogar eine nothwendige Folgerung —, dass mit den Schwankungeu in den Grössen der Scheitel solche in denen der Anlagen correspondiren. Denn sonst würden sich die relativen Grössen ändern, und es müssten Stellungsänderungen bemerkbar werden.

In der Literatur habe ich nur einen Fall gefunden, wo ausdrücklich Verschiedenheiten der absoluten Grösse der Anlagen betont werden. Er ist von Vöchting (894, p. 477) bei *Lepismium radicans* beschrieben worden. „Die Untersuchung lehrt nun, dass die beiderlei Stellungsverhältnisse ($^1/_2$- und $^1/_3$-Stellung) sowohl an kleineren als grösseren Sprossspitzen vorkommen, dass aber der Umfang des Scheitels und die Grösse der Blattanlagen stets correspondiren: ein kleiner Vegetationspunkt erzeugt kleine Anlagen, ein grosser grössere Blatthügel, deren Entfernungen dabei ihrer Grösse stets direct proportional sind."

Es wäre nicht schwer, dieses Beispiel um eine grössere Anzahl ähnlicher zu vermehren. Ich beschränke mich darauf, einige wenige, besonders deutliche Fälle herauszuwählen. Vorher sei bemerkt, dass die zu dem folgenden gehörigen Fig. 23—33, Taf. III selbstverständlich alle bei gleicher Vergrösserung — Zeiss Apochromat Objectiv 16, Comp. Ocular 4, Zeichnungsebene in Tischhöhe, Abbe'scher Zeichenapparat — und mit grösstmöglicher Sorgfalt hergestellt wurden.

In Fig. 23 und 24, Taf. III sind die Scheitel zweier Zweige eines Stockes von *Crassula lycopodioides* dargestellt. Bei dieser Pflanze sind 3gliedrige Quirle, decussirte und $^2/_5$-Stellung ungefähr gleich häufig. Die beiden abgebildeten Scheitel sind von sehr verschiedenem Umfange, der eine ist ungefähr noch einmal so gross wie der andere. Entsprechend verschieden ist auch die Grösse der Anlagen, die am kleineren Vegetationspunkt sind erheblich kleiner als die am grösseren. An dem Scheitel Fig. 24 würden ca. fünf Anlagen von der Grösse *a* Fig. 23 Platz finden, an dem kleineren Scheitel nur ca. $2^1/_2$ von der Grösse *A* Fig. 24. Hätte die mechanische Theorie Recht mit der Behauptung, dass die Grösse der Blattanlagen geringere Schwankungen zuliesse als der

Umfang der Achse, und dass sich also bei kräftigen Sprossen die relative Grösse der Anlagen verkleinern müsse, so müssten wir an dem Scheitel Fig. 24 etwa 5gliedrige Quirle erwarten. Statt dessen sehen wir, dass trotz der bedeutenden Vergrösserung des Scheitelumfanges die relative Anlagengrösse dieselbe geblieben ist: die Blatthügel haben sich correspondirend mit vergrössert.

Besonders interessant ist der in Fig. 25 und 26, Taf. III abgebildete Fall. Er betrifft Achselknospen von *Erica mamosa*. Fig. 25 giebt die normalen Verhältnisse wieder, *A* ist die Seite des Stammes, *T* des Tragblattes, in *g* ist das zum Tragblatt führende Gefässbündel angedeutet. Auf die beiden lateralen Vorblätter folgt in normalem Anschluss ein viergliedriger Quirl. Fig. 26 stellt dagegen den Achselspross eines Doppelblattes dar. Doppelblätter sind bei *Erica mamosa* ebenso wie bei den anderen *Erica*-Arten mit wechselnder Blattstellung nichts Seltenes. Bezüglich ihrer Achselknospen verhalten sie sich im allgemeinen nicht anders wie die von Čelakovský (894, p. 29 ff.) daraufhin genauer untersuchten Knospen von *Lonicera periclymenum*, d. h. entweder ist das Achselproduct in Grösse und Stellung seiner Glieder völlig normal, oder es zeigt complicirtere Blattstellung, oder es ist dichotom getheilt. Endlich können auch noch zwei normale Knospen nebeneinander vorkommen. Den in Fig. 26 wiedergegebenen sehr interessanten Fall habe ich nur dies eine Mal gefunden. Hier ist, wie man sieht, die Achselknospe im Bau völlig normal, aber in allen Verhältnissen stark vergrössert. Was uns dabei hier besonders interessirt, ist, dass die Blattanlagen mit der enormen Vergrösserung des Scheitelumfanges gleichen Schritt gehalten haben. Ihre absolute Grösse ist stark gewachsen, das relative Grössenverhältniss ist trotz der Scheitelerweiterung constant geblieben.

Schliesslich sei noch auf die in Fig. 27—33, Taf. III dargestellten Scheitel von *Linaria purpurea* hingewiesen. Auf den ersten Blick fallen die Grössenunterschiede zwischen den Vegetationspunkten in die Augen. Vergleicht man nun z. B. Fig. 28 und 30, und Fig. 29 und 31, so sieht man, dass auch die absoluten Grössenunterschiede der Anlagen recht beträchtliche sind. Wieder sind den Grössenabnahmen der Scheitel diejenigen der jungen Blätter proportional, die relative Grösse ist dieselbe geblieben.

Ich denke, diese Beispiele werden genügen, um zu beweisen, dass die Hilfshypothese der mechanischen Theorie unrichtig ist, welche besagt, dass zwar die Grösse des Scheitelumfanges be-

deutenden Schwankungen unterworfen ist, nicht aber die gleichnamiger Anlagen. Im Gegensatz zu dieser Annahme konnten wir feststellen, dass sowohl die Grösse des Vegetationspunktes als auch die der jungen Organe erheblich variiren kann. Weder die eine noch die andere darf also als constant angenommen werden.

Gehen wir nun an die Untersuchung des **zweiten** wichtigeren **Punktes**, also an die Beantwortung der Frage, ob in der That immer Stellungsänderungen mit Aenderungen in der relativen Grösse der Anlagen verknüpft sind. Wenn diese Frage zu bejahen ist, so müssen offenbar dieselben relativen Grössen — bei ein- und derselben Species — immer die gleichen Stellungsverhältnisse im Gefolge haben, und verschiedene relative Grössen müssen verschiedene Stellungen ergeben.

Wiederum haben unsere Untersuchungen an diejenigen Vöchting's (894) über die alaten Cacteen anzuknüpfen. Bei diesen finden sich die $^1/_2$-, $^1/_3$- und decussirte Stellung nebeneinander, und zwar constatirte Vöchting, wie wir oben schon ausführten, dass eine Beziehung zwischen dem Auftreten eines dieser Stellungsverhältnisse und der absoluten Grösse des Scheitels und der Anlagen nicht besteht. Aber auch die jeweilige relative Grösse der Anlagen kann hier nicht das Bedingende für das Zustandekommen einer bestimmten Blattstellung sein. Denn es wird ausdrücklich gesagt (p. 484): „Man beobachtet die verschiedenen Divergenzen an Scheiteln von gleicher Grösse und mit Blattanlagen von gleichem Umfange; und die Aenderung der Stellung an demselben Gliede findet statt bei gleichbleibender Grösse des Scheitels und seiner Neubildungen." Also verschiedene Stellungen, und trotzdem dasselbe Verhältniss zwischen Scheitelumfang und Durchmesser der Anlagen!

Was hier bei den „extrem-anormalen" Cacteen beobachtet wurde, lässt sich unschwer auch für andere, normale Gewächse feststellen. Ich wähle als besonders schlagendes Beispiel *Linaria purpurea*. Die Keimlingsachse dieser Pflanze hat decussirte Blattstellung, die indessen gewöhnlich bald in Wirtelstellung übergeht. Vor allem aber sind an den zahlreichen Erneuerungssprossen, die aus dem hypokotylen Glied hervorsprossen, eine Menge verschiedener Blattanordnungen realisirt; neben zahlreichen spiraligen Stellungen sind 3—6gliedrige Quirle häufig, seltener kommen sogar 7—8-gliedrige vor. Und zwar ist leicht zu constatiren, dass sich oft weniggliedrige Quirle gerade an relativ besonders kräftigen Sprossen

finden, und umgekehrt hochgliedrige oft an schwachen (vergl. oben p. 35 u. Fig. 28, 29 im Vergleich zu 30, 31). Die absoluten Grössenverhältnisse sind also ohne Einfluss auf die Blattstellung. Wie steht es nun mit der relativen Grösse?

Man vergleiche die in Fig. 27, 28, 29, Taf. III dargestellten Scheitel. Sie sind nahezu gleich gross, auch die Anlagen sind ungefähr gleich gross. Das Verhältniss der Anlagengrösse zum Scheitelumfang, also die relative Grösse ist demnach in allen drei Fällen dieselbe. Trotzdem hat der eine vier-, der andere fünf- und der dritte sechsgliedrige Quirle gebildet. Mithin ist hier die relative Grösse ohne Einfluss auf die Blattstellung, diese kümmert sich sozusagen gar nicht um sie. Wenn an gleichgrossen Scheiteln verschiedengliedrige Quirle aus gleichgrossen Anlagen angelegt werden, so treten, falls die Gliederzahl erhöht wird, die Blätter eben näher aneinander heran, und falls sie erniedrigt wird, lassen sie weitere Lücken zwischen sich offen. Insofern kommt natürlich die relative Grösse immerhin in Betracht, als durch sie die Zahl der Glieder auf ein bestimmtes Maximum beschränkt wird. Ein Scheitel von der Grösse des in Fig. 29 abgebildeten kann z. B. nicht 12-gliedrige Quirle tragen, wenn die Grösse der Anlagen dieselbe bleibt.

Zu demselben Resultat führt eine Vergleichung der beiden Scheitel Fig. 30 und 31, Taf. III. Beide sind grösser als die eben betrachteten, unter sich aber etwa gleich gross. Ebenso die Anlagen. Trotzdem haben wir im einen Falle fünf, im anderen sechs Glieder im Wirtel.

Die Berufung auf das „Entwickelungsfeld" nützt hier nichts. Die Vertreter der mechanischen Theorie könnten ja den Begriff zu Hilfe rufen und behaupten, in dem Falle mit viergliedrigen Quirlen (Fig. 27) umfasse eben das Entwickelungsfeld jeder Anlage $^1/_4$ des Scheitelumfanges, in Fig. 28 und 30 je $^1/_5$ und bei den sechszähligen Wirteln (Fig. 29 u. 31) je $^1/_6$. Dem können wir zunächst mit Vöchting (894, p. 473) entgegnen: „Die Annahme, dass gleichnamige Anlagen von gleicher Grösse ungleiche Wirkungszonen besitzen könnten, würde mit den theoretischen Betrachtungen Hofmeister's und auch Schwendener's, soweit sie die erste Anlage der Seitengebilde betreffen, nur unter bestimmten Voraussetzungen vereinbar sein." Etwas Zwingendes hat die Annahme jedenfalls nicht, sie ist im Gegentheil a priori sehr unwahrscheinlich. Vor allem aber versagt der Hilfsbegriff hier deswegen, weil, wie

oben auseinander gesetzt wurde, bei dieser *Linaria* die Lücken zwischen den Neubildungen nie ausgefüllt werden, demnach gar nicht zur „Area“ gehören können.

Hatten wir es bisher nur mit Fällen zu thun, wo trotz gleicher relativer Grösse der Anlagen verschiedene Stellungsverhältnisse zu Stande kamen, so lassen sich auch solche nachweisen, wo trotz verschiedener relativer Grösse gleiche Anordnungen der Blätter resultiren. Das ergiebt unmittelbar eine Vergleichung von Fig. 27 mit 32, und von Fig. 28 mit 33. Die beiden ersteren Figuren stellen Scheitel von *Linaria purpurea* mit viergliedrigen Quirlen dar. Die Anlagen sind bei beiden ungefähr gleich gross, der Scheitelumfang dagegen ist bei Fig. 32 erheblich grösser als bei Fig. 27. Dementsprechend sind auch die freien Räume breiter, welche die Anlagen zwischen sich unbesetzt lassen. Das Verhältniss zwischen Organdurchmesser und Scheitelumfang ist also verschieden, die Blattstellung dessenungeachtet gleich.

Analoges geht aus der Vergleichung der beiden anderen, ebenfalls auf *Linearia purpurea* bezüglichen Figuren (28 und 33) hervor. Hier sind die beiden Vegetationskegel ungefähr von gleicher Grösse, aber die Anlagen sind in Fig. 33 weit grösser, als in Fig. 28. Wieder also ist das Verhältniss ihres Durchmessers zum Scheitelumfang, d. h. die relative Grösse, beträchtlich verschieden, und doch ist die Stellung der Blätter an beiden Vegetationspunkten dieselbe.

Ueberblicken wir kurz noch einmal die Resultate dieses Abschnittes. Wir haben gefunden, dass weder die absolute Grösse des Scheitels, noch die der Blattanlagen constant ist, beide können erhebliche Schwankungen erfahren. Ebenso ist die relative Grösse der Anlagen, auch gleichnamiger Anlagen derselben Pflanze keineswegs constant. Für das Zustandekommen bestimmter Blattstellungen sind aber, wie wir fanden, diese Schwankungen sowohl der absoluten, wie der relativen Grössenverhältnisse gänzlich ohne Belang und Einfluss.

Diese Ergebnisse stehen nun in directem Gegensatz zu den Voraussetzungen der mechanischen Theorie. Für diese ist die relative Grösse der Anlagen constant, vor allem aber ist sie ihr neben dem unmittelbaren Contact der Neubildungen der bedingende Factor für das Zustandekommen der Blattstellungen. Wir glauben dagegen im ersten Abschnitte unserer Untersuchung an mehreren Beispielen gezeigt zu haben, dass das Vorhandensein oder Nicht-

vorhandensein des Contactes ohne Einfluss auf die Blattstellung ist, und im zweiten, dass die relative Grösse auch gleichnamiger Organe nicht nahezu constant ist, und dass sie zur Erklärung der Blattstellungen nicht herangezogen werden kann.

Damit ist aber Schwendener's Behauptung, dass das Postulat des Contactes und der relativen Grösse der Organe „vollständig genügen, um alle vorkommenden Blattstellungen zu erklären" (878, p. 58), wenigstens für die angeführten Fälle widerlegt. Wenn wir nun aber finden, dass die beiden Factoren, mit denen die Schwendener'sche Theorie die Blattstellungen erklären zu können glaubt, in einer ganzen Reihe von Fällen zu eben dieser Erklärung nichts beizutragen vermögen, so wird es mehr als wahrscheinlich, dass sie auch in den anderen Fällen nicht die Rolle spielen, die ihnen die mechanische Theorie zudictirt. „Ist es nun wahrscheinlich, dass eine so eigenartige, für die Mehrzahl der dikotylen Seitensprosse charakteristische Stellung das eine Mal durch augenfällige Contact- und Druckverhältnisse, ein anderes Mal durch unbekannte innere Kräfte herbeigeführt werde?" Dieser Frage Schwendener's (899, p. 98) gebührt auch dann eine verneinende Antwort, wenn man sie umkehrt und fragt: „Ist es wohl wahrscheinlich, dass die Blattstellungen das eine Mal in einer ganzen Reihe von Fällen erwiesenermaassen unabhängig von Contactverhältnissen und unbekümmert um die Grösse der Anlagen zu Stande kommen, ein anderes Mal aber dieser beiden Factoren zu ihrem Zustandekommen benöthigen?"

Die Schwendener'sche Theorie der Blattstellungen hat das grosse Verdienst, gezeigt zu haben, dass sich, wenn man die gesetzmässige Aneinanderreihung der Organanlagen am Scheitel als gegeben annimmt, die Blattstellungen nach den bekannten Reihen mit derselben mathematischen Nothwendigkeit ergeben, mit der sich beliebige andere Körper (Kugeln, Pappschachteln etc.) zu denselben Reihen anordnen, wenn man sie in geeigneter Weise nebeneinanderschichtet. Gegenüber dem halt- und ergebnisslosen Theoretisiren und den Zahlenspielereien, wozu die scheinbar so wunderbaren und geheimnissvollen geometrischen Beziehungen der seitlichen Glieder eines Organsystemes zu einander immer und immer wieder verführten, ist das ein gar nicht hoch genug anzuschlagendes Verdienst. Den Versuch Schwendener's aber, aus dem Principe des unmittelbaren Anschlusses und der Grösse der Anlagen zu erklären, warum sich die Organe am Scheitel so aneinanderreihen, dass sich

jene geometrischen Beziehungen ergeben müssen, diesen Versuch mussten wir als nicht gelungen bezeichnen. Im Verlaufe der Weiterentwickelung der Blattstellungslehre wurde nun ein neuer Factor zur Erklärung herangezogen, ein Factor, den Schwendener selbst in sie eingeführt, aber nur zur Deutung der Blattstellungen an Axillarknospen in Anspruch genommen hatte: der Druck, der von irgend welchen schon vorhandenen Organen auf den neubildungsfähigen Theil des Scheitels ausgeübt wird und diesen verhindert, an der Organbildung theilzunehmen.

2. Die Drucktheorie.

„Nachdem wir," sagt Schwendener (878, p. 98), „schon bei der Dichotomie die Erfahrung gemacht, dass die organbildende Thätigkeit des Stammscheitels unterdrückt wird, sobald in Folge eines Contactes mit einem anderem Scheitel ein gewisser Druck auf die Oberfläche zu Stande kommt, werden wir zum voraus erwarten, dass eine zwischen Tragblatt und Mutterstrahl eingekeilte Axillarknospe in ähnlicher Weise dem Einfluss des vorhandenen Druckes unterworfen sei. Die ersten seitlichen Sprossungen werden voraussichtlich in der Regel lateral und erst die folgenden median oder mehr weniger schief gestellt sein; denn die räumlichen Verhältnisse der Blattwinkel sind ja meistens derart, dass der Knospenscheitel nach rechts und links frei oder jedenfalls weniger gedrückt ist, als in der Richtung von vorn nach hinten . . . vordere und hintere Knospenseite müssen . . . im allgemeinen ungleiche Druckverhältnisse darbieten, einestheils schon wegen der Ungleichartigkeit der Organe, von welchen der Druck ausgeht, anderntheils wegen der morphologisch gegebenen Wachsthumsrichtung der Knospe." Und p. 99 l. c.: „Begreiflicherweise ist nicht daran zu denken, die Grösse des Druckes, den die Knospe auf der Aussen- und Innenseite auszuhalten hat, dynamometrisch zu messen. Wir müssen uns sonach mit indirecten Anhaltspunkten zu behelfen suchen, von denen wir allerdings nicht erwarten dürfen, dass sie für eine streng mathematische Beweisführung ausreichen." Und schliesslich p. 129 l. c.: „Nach mechanischer Auffassung gilt . . . das Princip, dass der von Tragblatt und Mutterspross ausgehende Druck ein gewisses Maass nicht überschreiten darf, wenn seitliche Sprossung am Axillartrieb möglich sein soll."

Immer ist hier also nur vom Achselspross selbst die Rede.

Auf freie Endscheitel von Sprossen übertragen (auf die also weder von einer Tragachse, noch von einem Deckblatt irgend ein Druck ausgeübt werden kann), wurde — allerdings im Anschluss an diese Vorstellungen Schwendener's — die Theorie, dass gewisse Stellen eines Scheitels durch einen von aussen ausgeübten Druck nicht zur Organbildung schreiten können, erst später von Anderen (Schumann, Weisse, Rosenplenter). Doch für einen Fall, für die Florideen mit Spiralstellungen, scheint Schwendener selbst (880; 898 I, p. 93) einer solchen Uebertragung zuzustimmen. Es heisst da (p. 96): „... die Vorstellung, dass die von Blättern bedeckte Zone des Stammes an der Neubildung von Organen verhindert, die contactfreie dagegen hierzu befähigt sei, drängt sich sozusagen von selbst auf.“ Und die weitere Untersuchung ergiebt ihm in der That das Resultat, dass erst die Ablösung eines Blattes vom Scheitel an der freigewordenen Stelle Blattbildung ermögliche. Einer Uebertragung dieser Vorstellungen auf höhere Pflanzen dürfte Schwendener selbst aber wohl nicht beistimmen.

Das wurde nun von Anderen gethan, insbesondere von Schumann und Weisse. Besonders scharf kommt diese Anschauung bei Ersterem zum Ausdruck. Für ihn sind nur die Raum- und Druckverhältnisse entscheidend für den Entstehungsort neuer seitlicher Gebilde, und wenn diese sich in gesetzmässiger Weise an einander anschliessen, so ist das eine nothwendige Folge der regelmässigen Anordnung der älteren Blätter. Diese sind gewissermaassen die Form, deren Ausguss der Vegetationspunkt besorgt, und weil die Form so regelmässig ist, ist es auch der Abdruck. „Wenn man sich einen Spross in derjenigen Region betrachtet, welche beschäftigt ist, Neubildungen, in Sonderheit neue Blüthen, zu erzeugen, so wird man fast ausnahmslos die Wahrnehmung machen, dass sich die Organe in einem lückenlosen Zusammenschlusse, in engem Contacte befinden. Jeder Winkel, welcher zwischen zwei älteren Körpern sich aufgethan hat, wird auf das engste und knappste von jüngeren Gebilden ausgefüllt und machen sich durch die Wachsthumssprosse Bewegungen geltend, so werden die Lücken, welche nothwendigerweise entstehen müssten, im Momente der Bildung wieder von den Neuanlagen in Anspruch genommen. Fassen wir unter den Körpern ein junges Blüthenprimordium ins Auge, so sehen wir, dass auch dieses sich einschmiegt an allen Stellen, wo sich ein freier Platz bildet, und in diesem Sinne kann man wirklich davon sprechen, dass sich ein

Vegetationskegel wie eine halbplastische Masse verhält, die alle Ecken ausgiesst“ (Schumann 890, p. 500). Das wird zwar zunächst nur von Blüthenprimordien gesagt, doch ist Schumann selbst davon überzeugt, dass im wesentlichen die Ursachen der allgemeinen Gestaltungsvorgänge bei Blüthen und vegetativen Sprossen nicht verschieden sind.

Die Ursache, warum ein Vegetationspunkt sofort in jede Lücke hineinwuchert, sieht Schumann darin, „dass an den Stellen, in welche das Primord seine Ausgliederungen hineinschickt, ein Druckminimum des ganzen Systems liege. Wir sind nicht im Stande, die Drucke in der Nachbarschaft zu messen, wir können nur durch Prüfung stets wiederkehrender Verhältnisse Druckdifferenzen schätzen und wissen, dass dort, wo ein freier Raum geschaffen würde, der Druck gleich Null sein müsste“ (l. c. p. 500). Vöchting (898, p. 461) schliesst hieran die Bemerkung: „Nach dem Angeführten entsteht eine Neubildung an dem Orte, wo der Druck ein Minimum ist. Dieser selbst wird als von aussen ausgeübt gedacht, denn würde das Primordium nicht gebildet, so wäre an seiner Stelle der Druck gleich Null.“

Natürlich ist diese Auffassung nur dann anwendbar, wenn „ein lückenloser Contact um den Heerd der Neubildung vorliegt. Ich betone ausdrücklich den lückenlosen Contact, denn wenn derselbe nicht vorhanden ist, so hört die Möglichkeit, eine Erscheinungsassociation in der von mir ausgesprochenen Weise zu bilden, auf“ (Schumann 892, p. IX). Auf dieses wichtige Zugeständniss möchte ich nachdrücklich hinweisen.

Die leitenden Gedanken der Schumann'schen Theorie sind also, kurz zusammengefasst, die folgenden: Jeder Punkt der Neubildungszone ist bestrebt, Centrum einer Neuanlage zu werden. Dass dies nur einigen ganz bestimmten Punkten gelingt, erklärt sich daraus, dass den anderen durch den Druck der sie berührenden älteren Organe das Auswachsen unmöglich gemacht wird. Warum aber nun „gerade die zur Bildung eines bestimmten Blattarrangements nothwendigen Räume in genau der bestimmten Grösse und genau derselben Wiederholung geschaffen werden, ist für unseren Verstand heute ebenso unfassbar, wie alle die Erscheinungen, welche durch die complexen Actionen der Inhärenz hervorgerufen werden“ (Schumann 892, p. X).

Schumann hat seine Ansichten über die Blattstellungstheorie zwar fast mit jeder seiner einschlägigen Veröffentlichungen mehr

oder weniger geändert; die eben skizzirten Grundvorstellungen aber über das Wesen der Vorgänge am Scheitel hat er immer beibehalten. Doch in seinen letzten Untersuchungen (899) mehren sich die Anzeigen, dass er auch sie wohl noch aufgeben wird. —

Weisse's Ansichten sind denen Schumann's nahe verwandt. Auch er überträgt das aus Studien an Achselknospen (889; 891) im Anschluss an Schwendener abgeleitete Princip, dass Druck von aussen auf den Scheitel diesen an bestimmten Punkten an der Organbildung verhindere, auf die Vorgänge an den anderen Vegetationspunkten. „Gerade so wie das in dem Blattwinkel entstehende Primordium wegen der zwischen Stamm und Tragblatt eingekeilten Lage aus mechanischen Gründen die elliptische Form erhält, muss auch in dem folgenden Entwickelungszustand der Stammscheitel bei ringsum gleicher Wachsthumstendenz, da er bei seinem Erweiterungsbestreben besonders auf den Widerstand der lateralen Vorblätter stösst, eine in medianer Richtung gestreckte Form annehmen. Und analoge Verhältnisse kehren bei jedem weiteren Entwickelungsstadium wieder" (Weisse 894, p. 285). Die Blätter entstehen auch nach Weisse an den Orten geringsten Widerstandes und diese Orte sind durch die Stellung der älteren Blätter gegeben. Nur an den Stellen, wo sie keinen Druck auf den Scheitel ausüben, kann dieser seinem Bestreben, sich ringsum gleichmässig hervorzuwölben, nachgeben.

Wie wir sehen, liegt den Ansichten Schumann's und Weisse's über die Blattstellungen, die wir kurz als „Drucktheorie" bezeichnen können, wieder die hypothetische Hilfsannahme zu Grunde, dass jeder Punkt der Neubildungszone eines Vegetationskegels gleichmässig befähigt und bestrebt ist, als Centrum einer Anlage hervorzuwachsen. Es wurde oben auseinandergesetzt, dass diese Annahme mit den Thatsachen in Widerspruch steht. Wir fanden eine ganze Reihe von Fällen, wo freie Räume am Scheitel dauernd unbesetzt blieben, und wo sich die Blattbildung um die vorhandenen Lücken gar nicht kümmert. Von „ringsum gleicher Wachsthumstendenz" und von einem Verhalten „wie eine halbplastische Masse, die alle Ecken ausgiesst", kann also keine Rede sein. Mit dem Nachweise, dass diese für die Drucktheorie durchaus nothwendige Voraussetzung unrichtig ist, fallen die darauf aufgebauten Folgerungen natürlich in sich zusammen. Immerhin sollen im Folgenden die Voraussetzungen der Drucktheorie noch einer eingehenderen Prüfung unterzogen werden.

Wir werden da erstens zu untersuchen haben, ob der von den Anhängern dieser Theorie supponirte Druck thatsächlich nachzuweisen ist, und ob er zum Zustandekommen der Blattstellungen nothwendig ist. Zweitens, ob in der That die Raumverhältnisse Einfluss auf die Blattbildung des Scheitels haben. Beide Fragen lassen sich natürlich von einander nicht trennen, sie hängen eng zusammen. Doch ist es für die Untersuchung praktischer, sie getrennt zu behandeln.

a) Der Druck.

Es handelt sich hier, wie schon erwähnt, immer um einen Druck, der von aussen her, von einem älteren Organ auf den Vegetationspunkt ausgeübt wird. Innere Druckkräfte sind ohne Bedeutung. Denn die ringsum gleiche Wachsthumstendenz des Scheitels wird ausdrücklich betont. Wenn also innere Druckkräfte vorhanden sind, so sind sie allseitig gleichmässig wirksam, die locale Wachsthumsunfähigkeit gewisser Punkte des Scheitels beruht auf Druck von aussen.

Wenn wir uns nun fragen, womit die Drucktheorie Existenz und Wirksamkeit solchen Druckes von aussen zu beweisen gesucht hat, so müssen wir uns antworten, dass dieser Beweis bis heute nicht geliefert worden ist. Alle Vertreter der Theorie — für Achselknospen gehört ja auch Schwendener zu ihnen — gestehen selbst, dass sie die Existenz des supponirten Druckes nicht nachweisen, vor allem auch seine Grösse nicht messen können. Schwendener sagt bezüglich der Achselsprosse (878, p. 129): „Die ersten Anlagen sind an den Punkten zu erwarten, welche einem hinlänglich tiefen Druckminimum entsprechen. Da nun aber auf die arithmetische Bestimmung des Druckes verzichtet werden muss, so kann die Beweisführung für die Richtigkeit dieser Auffassung sich nur auf die extremen Fälle stützen, wo die Druckverhältnisse in Bezug auf vorn und hinten oder auf rechts und links sich mit einiger Sicherheit übersehen lassen.“ Und ebenso p. 99: „Begreiflicher Weise ist nicht daran zu denken, die Grösse des Druckes, den die Knospe auf der Aussen- und Innenseite auszuhalten hat, dynamometrisch zu messen.“ Aehnlich äussert sich Schumann (890, p. 500). Auch er nimmt an, „dass an den Stellen, in welche das Primord seine Ausgliederungen hineinschickt, ein Druckminimum des ganzen Systems liege. Wir sind nicht im

Stande, die Drucke in der Nachbarschaft zu messen, wir können nur durch Prüfung stets wiederkehrender Verhältnisse Druckdifferenzen schätzen." Dasselbe giebt endlich auch Rosenplenter zu (890, p. 11): „... in keinem Falle können wir beweisen, dass der Druck auch wirklich so wirkt, wie wir es wahrscheinlich finden. Wir sind stets auf Schlüsse angewiesen."

Und so finden wir auch in der ganzen umfangreichen Blattstellungsliteratur keine einzige Angabe, worin bewiesen wäre, dass irgend ein Stellungsverhältniss nachgewiesenermaassen durch Druckwirkungen zu Stande gekommen wäre. Was immer nur, oft durch sehr mühsame Untersuchungen, festgestellt worden ist, ist das Vorhandensein einer mehr oder weniger innigen Berührung zwischen den älteren und den jüngsten Organen. „Und es ist wohl zu bedenken, dass auch eine vollkommene Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Druck liefert" (Vöchting 898, p. 457). Auf diesen Satz ist der grösste Nachdruck zu legen.

Wenn Weisse (889, p. 115) meint: „Als Körper von bestimmter Form und Ausdehnung müssen sie (die seitlichen Organe), wenn sie miteinander in Contact treten, gegenseitige Druckwirkungen ausüben", so ist das entschieden nicht richtig. Es ist sehr wohl innigste Berührung ohne Druckwirkungen denkbar. Gleichgrosse Würfel z. B. sind gewiss auch Körper von bestimmter Form und Ausdehnung, man kann sie aber nebeneinander in die denkbar dichteste Berührung bringen, ohne dass sie irgendwie auch nur die geringsten gegenseitigen Druckwirkungen aufeinander ausübten. Der ganze Druck, den sie ausüben können, wird von der Unterlage getragen. Und auch wenn man sie senkrecht übereinandergeschichtet, jeder im unmittelbaren Contact mit vier anderen stehend, auch dann üben sie aufeinander nicht den leisesten Druck aus, vorausgesetzt, dass ein jeder fest mit einer tragenden Achse (etwa einer abgerollten Cylinderfläche in unserem Falle) verbunden ist. In dieser Lage befinden sich aber die Blattanlagen als seitliche Ausgliederungen einer Achse. Anders bei der Delpino'schen Theorie. Dieser ist ja das Blatt ein terminales Gebilde, keine seitliche Abgliederung. Eine Achse, welche die Blätter tragen könnte, giebt es für sie gar nicht, der Stamm ist nichts als eine Zusammensetzung der sich übereinander aufbauenden Blattbasen. Consequenter Weise müssen hier also auch gegenseitige Druckwirkungen der aufeinander folgenden Blätter angenommen werden. Werden aber die Blätter als seitliche Gebilde angesehen, so fällt

die Nothwendigkeit, anzunehmen, dass sie bei Berührung gegenseitige Druckwirkungen ausüben, hinweg. Diese wären vielmehr erst zu beweisen.

Offenbar gilt das Gleiche für irgend ein anderes Organ, das in unmittelbarer Berührung mit dem Scheitel steht. Der Schluss, dass es auf den Scheitel einen Druck ausüben muss, ist nicht zwingend, ganz abgesehen davon, dass ihm die unrichtige Annahme des ringsum gleichen Wachsthumsbestrebens des Vegetationspunktes zu Grunde liegt.

Ueberdies ist zu bedenken, dass die Druckkräfte, um einen wachsenden Scheitel an der Organbildung verhindern zu können, recht erhebliche sein müssen. Man vergl. das bei Vöchting (898, p. 462) hierüber Gesagte. Die Druckunterschiede aber, die z. B. Rosenplenter (890) als massgebend für den Uebergang von der decussirten zur spiraligen Stellung bei Keimpflanzen ansieht, dürften grösstentheils so unerheblich sein, dass es schwer fällt, zu glauben, der Scheitel lasse sich durch sie in seiner Organbildung irgendwie beeinflussen.

Druckdifferenzen abzuschätzen ist aber eine sehr missliche Sache, besonders wenn man nicht ganz vorurtheilsfrei an die Prüfung herantritt, sondern unwillkürlich geneigt ist, der Theorie Günstiges heraus zu construiren. Rosenplenter fährt im Anschluss an die oben (p. 48) citirten Sätze fort (890, p. 11): „Statt, dass wir also bei Betrachtung eines Querschnittes aus der Beschaffenheit des Unterbaues und dem sich daraus ergebenden Minimum des Druckes den Ort des neuen Organes im voraus ableiten, drehen wir das Verfahren um; wir untersuchen zunächst Keimpflanzen in einem bestimmten Stadium, sodann solche in einem späteren, und sehen so, wo die neuen Organe entstanden sind. Stimmt nun dieses Resultat in der Mehrzahl der untersuchten Fälle mit der vermutheten Wirkung überein, so wird damit die blosse Vermuthung zur Wahrscheinlichkeit. Nachdem wir dann an besonders charakteristischen Exemplaren in dieser Weise Erfahrungen gesammelt haben, können wir sie auf weniger charakteristische übertragen. Das ist das Princip, mit dem Schwendener und im Anschluss daran Weisse die mechanischen Einwirkungen bei Axillarknospen aufzuklären sucht.“ Aus diesen Worten, in denen das Verfahren der Anhänger der Drucktheorie mit grosser Offenheit dargestellt wird, geht zugleich deutlich hervor, welche Gefahr bei einem solchen Verfahren sehr nahe liegt: die Gefahr, in einen grossen circulus

vitiosus zu verfallen. Man beobachtet die Stellungsverhältnisse, Stellungsänderungen u. s. w. Ueberzeugt von der Richtigkeit des Dogmas, dass ihnen Druckverhältnisse zu Grunde liegen müssen, macht man auf Grund dieser Beobachtungen Rückschlüsse auf die Druckverhältnisse, und erklärt dann aus diesen die beobachteten Stellungserscheinungen. Das ist ein offenbarer circulus vitiosus, dessen Opfer z. B. Schumann nach meinem Dafürhalten mehr als einmal geworden sein dürfte.

Wie schwer es ist, Druckdifferenzen richtig abzuschätzen, ergiebt sich z. B. aus den Befunden Wetterwald's (889) an den Achselknospen einiger Euphorbien. Es wurde schon oben (p. 31) erwähnt, dass bei verschiedenen Euphorbien die Blattbildung mit Anlegung nur eines, einzeln am Vegetationspunkt stehenden Blattes beginnt. Dieses Blatt entsteht nun bei *Euphorbia canariensis*, *E. virosa* und *E. helicothele* in der Medianebene des Tragblattes, also an einem Punkte, wo — Druckwirkungen vorausgesetzt — der Druck auf den Vegetationspunkt gerade am grössten ist, wie auch Wetterwald (889, p. 407) hervorhebt. Die Anhänger der Drucktheorie aber müssen natürlich das Auftreten des Blattes gerade an dieser Stelle durch das Vorhandensein eines Druckminimums erklären. Wir werden uns jedoch offenbar mit mehr Recht für die Annahme entscheiden, zu der auch Wetterwald (p. 407) kommt, dass „noch andere, als nur mechanische Factoren den Ort der Anlage des dritten und wohl auch der zwei ersten Blätter bestimmen.“

So vermögen auch die mannigfachen Ueberlegungen und Deductionen Weisse's nicht zu überzeugen, wodurch er die Stellungserscheinungen an Axillarsprossen zu erklären versucht. Auch er scheint mir des öfteren in den oben auseinandergesetzten circulus vitiosus verfallen zu sein: aus den beobachteten Stellungsverhältnissen werden Rückschlüsse auf die Druckverhältnisse gemacht, und aus den letzteren dann erstere erklärt. Asymmetrien des Blattwinkels, schiefe Insertion des Tragblattes u. s. w. werden zur Erklärung herangezogen, sie haben spiralige Blattstellung zur Folge, während sie bei decussirter oder wirteliger Anordnung nicht vorhanden sind. Ich kann hier nicht näher auf alle diese Angaben Weisse's eingehen, möchte nur ganz kurz darauf hinweisen, dass derartige Asymmetrien z. B. auch bei decussirt-beblätterten Pflanzen vorkommen (vergl. Fig. 34, Taf. III), ohne dass deswegen Stellungsänderungen eintreten. Und man kann oft z. B. bei Linarien beob-

achten, dass von den Achselsprossen der Blätter eines Quirles, der eine spiralige, der andere decussirte, ein dritter wirtelige Blattstellung aufweist. Es müssten also beträchtliche Druckunterschiede in den Achseln der drei gleichwerthigen Blätter herrschen, und es liegt ohne weiteres kein Grund vor, solche anzunehmen.

Aus dem Angeführten geht hervor, dass uns die Anhänger der Drucktheorie nicht zwingen können, die von ihnen supponirten Druckkräfte als wirklich vorhanden anzunehmen. Es soll indessen nicht geleugnet werden, dass es in gewissen Fällen nahe liegt, derartige Kräfte vorauszusetzen. Aber dann ist immer noch erst zu beweisen, dass sie die Organbildung des Scheitels beherrschen. Nun kennen wir aber Fälle, in denen wir mit Sicherheit nachweisen können, dass sie ohne Einfluss auf die Blattbildung sind. Dahin gehören zunächst die oben angeführten Beispiele von Scheiteln, bei denen kein Contact herrscht. Hier muss sich also die Organbildung auch ohne Druckwirkungen abspielen. Vor allem sind hier aber die Achselknospen zu erwähnen, die ringsum frei in der Achsel stehen, von keinem älteren Organ berührt werden, daher auch keinerlei Druckwirkungen ausgesetzt sein können, und die dennoch ihre Anlagen in typischer Weise abgliedern, während sie doch nach den Voraussetzungen der Drucktheorie als ungegliederte Kegel weiterwachsen müssten. Schumann hat selbst solche Beispiele gefunden, z. B. (890, p. 196, 200) bei *Victoria regia* und *Nymphaea coerulea*; er giebt zu (892, p. 61), dass sich die Stellung des Achselproductes bei kletternden Cucurbitaceen mechanisch nicht erklären lasse. Vor allem aber hat Vöchting (898) mit allem Nachdrucke darauf hingewiesen, dass die Achselknospen von *Linaria spuria* ringsum frei stehen, sodass die umgebenden Glieder keinen Druck auf ihren Scheitel ausüben können. Und zwar gilt das von allen Achselknospen, gleichgiltig ob ein vegetativer Spross, eine normale Blüthe oder eine Pelorie daraus wird. Hier hängt also sicherlich die Gestaltung von inneren Ursachen ab. Muth (899) zeigte, dass dies auch für andere Scrophulariaceen-Blüthen gilt, und auf Grund eigner Erfahrungen kann ich hinzufügen, dass auch bei sehr vielen anderen *Linaria-*, *Antirrhinum-*, *Lophospermum*, *Pentstemon*-Arten die vegetativen Achselknospen frei in ihrem Blattwinkel stehen. Die Beispiele liessen sich noch vermehren.

Wenn wir nun also Fälle kennen, in denen nachgewiesenermassen Druckwirkungen nicht in Betracht kommen können und

trotzdem die normale Stellung der Vorblätter und eine typische Blüthenentwickelung resultiren, so tritt wieder die Frage Schwendener's (899, p. 98) an uns heran: „Ist es nun wahrscheinlich, dass eine so eigenartige, für die Mehrzahl der dikotylen Seitensprosse charakteristische Stellung das eine Mal durch augenfällige Contact- und Druckverhältnisse, ein anderes Mal durch unbekannte innere Kräfte herbeigeführt werde?" Die Antwort wird lauten müssen: es ist gewiss nicht wahrscheinlich, entweder entscheiden immer die Druckverhältnisse oder immer innere Kräfte. Nun ist aber die Wirksamkeit von Druckkräften, wie wir fanden, noch in keinem Falle bewiesen, sondern immer nur erschlossen worden. Dagegen sind andere Fälle bekannt, in denen ihre Wirksamkeit ausgeschlossen ist. Wenn nun also in so und so vielen Fällen bewiesen ist, dass die Blattstellungen zu Stande kommen, ohne dass Druckwirkungen dabei nöthig sind oder überhaupt eine Rolle spielen, so wird deren Unwirksamkeit auch für alle die Fälle mehr als wahrscheinlich, wo sie scheinbar mit in Betracht kommen. —

Die Druckfrage ist schliesslich noch der einzige Punkt, wo man mit einiger Aussicht auf Erfolg daran denken kann, experimentell einzugreifen. Schumann scheint selbst Versuche in dieser Hinsicht beabsichtigt zu haben. Er sagt (890, p. 501): „Wir werden an besonders geeigneten Objecten den Druck auf das sich entwickelnde Primord steigern und vermindern können. Ich gehe auf die Ausführung dieses Vorhabens gegenwärtig nicht ein, da meine Versuche sich erst in den Vorstadien befinden, sie haben mir aber die Erfahrung gebracht, dass die Möglichkeit gegeben ist." Veröffentlicht hat Schumann leider über diese seine Versuche nichts.

Dagegen ist hierher wohl die Arbeit Weisse's (896) über die Blattstellung an Adventivsprossen zu rechnen. Weisse zwingt Stecklinge, an Wundstellen Adventivknospen zu bilden. Dadurch, dass er den Wundflächen verschiedene Gestalt giebt, hat er es in der Hand, die Basis der Adventivsprosse mehrfach zu variiren und so ihren Einfluss auf die Stellung der ersten Blätter experimentell zu ermitteln. Er findet, dass die ersten Blätter immer an den Orten des geringsten Widerstandes angelegt werden, und findet auf Grund der Beobachtung, „dass an den Adventivsprossen keineswegs nothwendig oder auch nur gewöhnlich derjenige Blattstellungstypus zu Stande kommt, der an den Axillarzweigen der betreffenden Pflanzen der herrschende ist" (896, p. 255), die Annahme für

„wohl begründet, dass auch die an den normalen Achsen auftretenden Blattstellungstypen von rein mechanischen Factoren bedingt seien.“

Hierzu möchte ich zunächst bemerken, dass mir Weisse's Versicherungen, die Anordnung der ersten Blätter habe stets den gegebenen Druckverhältnissen entsprochen, nicht so ohne weiteres einleuchtend erscheinen. Die Druckverhältnisse, die man ja auch hier nicht messen kann, sind bei Weisse's Versuchen so schwer zu übersehen, die Unterschiede so unbedeutend, dass eine auch nur einigermassen genaue Abschätzung fast ein Ding der Unmöglichkeit sein muss. Dem subjectiven Ermessen bleibt dabei jedenfalls ein sehr grosser Spielraum, und der oben erwähnte circulus vitiosus scheint mir gerade in dieser Arbeit eine nicht geringe Rolle zu spielen. Abbildungen der Wundflächen und der auf ihnen entstehenden Adventivknospen giebt Weisse leider nicht; die einzige abgebildete Knospe (896, Fig. 2, Taf. XIII) ist schon viel zu alt, sodass man auf die zur Zeit ihrer Anlegung herrschenden Druckverhältnisse keinerlei Rückschlüsse ziehen kann.

Aber auch wenn wir annehmen, Weisse hätte in seiner Beurtheilung der Druckverhältnisse immer das Richtige getroffen, und die ersten Blattanlagen hätten sich stets an den Stellen gezeigt, wo er es erwartet hatte, auch dann kann ich die Berechtigung nicht anerkennen, die aus diesem Verhalten abgeleiteten Schlüsse auf die Blattbildung normaler Achsen zu übertragen, so lange nicht nachgewiesen ist, dass bei diesen solche Druckwirkungen, wie sie sich an Adventivknospen allerdings ergeben können, thatsächlich auch vorkommen. Ein Beispiel möge das verdeutlichen. Bei den allermeisten Phanerogamen hat bekanntlich jedes Laubblatt eine Achselknospe. Aber es treibt keineswegs eine jede dieser Knospen aus (gewöhnlich wenigstens), sondern nur einige. Deren Ort lässt sich nun in vielen Fällen genau vorher bestimmen, worüber sich bei Raciborski (900) verschiedene sehr interessante Beobachtungen finden. Z. B. bei *Lasianthus*-Arten treibt von jedem Quirle nur die Knospe eines Blattes aus, und zwar so, dass die Seitenäste sowohl als die unentwickelt gebliebenen Knospen je in $^1/_4$-Spirale stehen. Uebt man nun auf die zur Entwickelung bestimmten Knospen von aussen einen so starken Druck aus, das sie sich nicht entwickeln können, etwa durch Eingipsen, nun so werden eben die anderen Achselknospen zu Seitenzweigen auswachsen. Gewiss wäre es nun sehr verfehlt, hieraus den Schluss zu ziehen,

es wüchsen auch bei der normalen Verzweigung immer diejenigen Knospen weiter, auf denen der geringere Druck lastet. Wenn es nun bei Adventivknospen, die aus Wundflächen hervorspriessen, gelegentlich vorkommen kann, dass einer Stelle des Scheitels die Blattbildung unmöglich gemacht ist, weil von irgend einem Punkte der Wundfläche oder ihrer sonstigen Umgebung ein zu starker Druck auf sie ausgeübt wird, und dass in Folge dessen das erste Blatt an einem anderen Punkte erscheint, — so kann man daraus ebensowenig wie in dem angezogenen Beispiele folgern, dass bei der Blattbildung an einem normalen Scheitel diejenigen Stellen, die keine Anlagen ausgliedern, durch Druckwirkungen hieran verhindert würden. Der Nachweis, dass Adventivknospen sich den mechanischen Verhältnissen ihres Entstehungsortes anzupassen verstehen und ihr erstes Blatt an den Orten geringsten Widerstandes ausschicken, würde der Drucktheorie noch nicht im geringsten die Verpflichtung ersparen, das Bestehen solcher Druckbeziehungen am normalen Scheitel und ihren Einfluss auf deren Blattbildung nachzuweisen.

Weisse argumentirt weiter: die Basis, auf welcher sich die Adventivsprosse aufbauen, ist eine ganz andere, als die der normalen Sprosse derselben Pflanzen. Wir werden also erwarten müssen, an beiden verschiedene Blattstellungen zu finden. Seine Beobachtungen zeigen ihm auch, „dass an den Adventivsprossen keineswegs nothwendig oder auch nur gewöhnlich derjenige Blattstellungstypus zu Stande kommt, der an den Axillarzweigen der betreffenden Pflanzen der herrschende ist.“ Aber keineswegs nothwendig kommt auch ein abweichender Blattstellungstypus zu Stande, man findet sehr viele Adventivsprosse, an denen trotz der veränderten Basis dieselbe Blattstellung wie an anderen Zweigen herrscht. Und überdies sind für Adventivsprosse noch manche andere Verhältnisse als die mechanischen verändert (z. B. die Ernährungsverhältnisse, die, wie wir im zweiten Theile dieser Arbeit sehen werden, von grossem Einflusse auf die Blattstellung sind), sodass die Befunde an ihnen durchaus nicht eindeutig auf die veränderten mechanischen Bedingungen als Ursache für event. Veränderungen hinweisen. —

Meine eigenen Versuche, die Druckfrage experimentell zu behandeln, bestanden im wesentlichen in folgendem (näher kann ich erst im zweiten Theile der Arbeit darauf eingehen). Ich suchte in einer bestimmten Richtung einen kräftigen Druck auf einen

wachsenden Scheitel auszuüben. Dies geschah dadurch, dass die Versuchsobjecte, z. B. ankeimende, von ihrer Schale befreite *Helianthus*-Samen, in ihrer Scheitelregion zwischen Klemmschrauben, die allmählich immer straffer angezogen wurden, oder zwischen zwei schmale, am einen Ende aneinander gelöthete stark federnde Stahlstreifen eingespannt wurden. Die Schwierigkeit liegt hierbei besonders darin, die Druckvorrichtung in der richtigen Region einwirken zu lassen, damit der Scheitel selbst gepresst wird. Ein so behandelter Keimling von *Helianthus annuus* bot von seinem Vegetationspunkt das in Fig. 35, Taf. III wiedergegebene Bild. Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Druckes. Seine Wirkung zeigt sich schon an der Gestaltung des ersten Blattpaares I I. Normal liegt nämlich die lange Achse der Ellipse, welche die Blätter zwischen sich freilassen, senkrecht zur langen Achse derjenigen, die von den Kotyledonen umschlossen wird. Bekanntlich ein Verhalten, das bei decussirter Blattstellung typisch ist. Hier aber liegen beide langen Achsen einander parallel. Man würde nun nach den Voraussetzungen der mechanischen Theorie das nächste Blattpaar wieder an den Enden der langen Achse des breitgedrückten Vegetationspunktes erwarten, da „die elliptische Form des Vegetationskegels stets die Anlage zweier Blätter in den Enden der langen Achse bedingt“ (Schumann 890, p. 502; vergl. auch 892, p. VII). Aber die beiden Blätter erscheinen in unserem Falle in den Enden der kurzen Achse, in der Richtung des stärksten Druckes, an ihren normalen Orten. (Fleischer 874, p. 434, giebt an, dass bei *Helianthus annuus* das zweite Blattpaar häufig schon im reifen Samen als zwei winzige Höcker angedeutet sei. Es scheinen hier Rassenverschiedenheiten vorzukommen. Ich habe von der von mir benutzten Sorte 50 angequollene Samen auf medianen Längsschnitten senkrecht zur Fläche der Kotyledonen untersucht und fand nur bei 3, also bei 6% das zweite Blattpaar angedeutet, sodass man bei der grossen Zahl meiner Versuche ruhig annehmen kann, dass es sich auch bei den Versuchsobjecten erst nach der Deformation des Scheitels durch die Pressung gebildet habe. Uebrigens ergaben Versuche mit anderen Pflanzen, über die ich später berichten werde, dieselben Resultate in durchaus eindeutiger Weise).

Die zweite Methode, nach der ich experimentell vorzugehen versuchte, schloss sich an die Deductionen Rosenplenter's (890) an, wonach der Uebergang aus der decussirten Stellung in spiralige

durch den ungleichen Druck der Blätter der letzten Blattpaare bedingt werde. „Die Kotyledonen verhindern eine ungleiche Beeinflussung der Blätter des ersten Paares, folglich steht das zweite Paar decussirt. Die Kotyledonen und das erste Blattpaar wirken sodann ganz ebenso bei der Anlage des dritten Blattpaares auf das zweite ein. Somit stehen auch die Blätter des dritten Paares decussirt“ (890, p. 36). Die Möglichkeit, experimentell einzugreifen, ist hier dadurch gegeben, dass man den einen Kotyledo entfernen kann. Dann kann von einer gleichmässigen Beeinflussung der Blattbildung seitens der Kotyledonen keine Rede mehr sein, man müsste im Gegentheil in Folge der ungleichmässigen Beeinflussung eine Stellungsänderung erwarten. Es gelingt bei manchen Objecten leicht, bei anderen weniger gut, den Kotyledo, sei es am ruhenden, sei es am angequollenen Samen, bis auf den letzten Rest zu entfernen, ohne den Vegetationspunkt zu verletzen. Die so angestellten Versuche an *Mirabilis-*, *Cornus-*, Acanthaceen-Arten u. a. ergaben übereinstimmend, dass die decussirte Blattstellung durch das Fehlen des einen Kotyledos und die einseitige mechanische Wirkung des anderen nicht im allergeringsten gestört wurde. Weisse (896, p. 288) erwähnt „einen monströsen Sämling von *Obione sibirica*, der nur ein Kotyledon besass. Während an den normalen Sämlingen auf die beiden Kotyledonen die Laubblätter in decussirter Stellung folgen, waren an dem monströsen Sämling die Blätter in ziemlich regelmässiger $^2/_5$-Spirale geordnet.“ Dieser Fall gilt ihm als Beweis, „dass veränderte Factoren auch eine veränderte Blattstellung bedingen.“ Unsere Versuchsergebnisse sprechen entschieden gegen die Auffassung, dass rein mechanische Factoren die Blattstellungsänderung an dem monströsen Sämling verursacht haben.

Ebenso ergaben die Versuche, dass die Entfernung des einen Keimblattes gänzlich ohne Einfluss auf die Wendung der Blattspirale war (*Helianthus*, *Lupinus* u. a.). Doch hierauf soll erst im zweiten Theile näher eingegangen werden.

Fassen wir die Ergebnisse dieses Abschnittes kurz zusammen. Wir fanden, dass der von den Anhängern der Drucktheorie supponirte Druck und die Art seiner Wirkungsweise thatsächlich nirgends nachgewiesen ist; dass er zum Zustandekommen der Blattstellungen jedenfalls nicht nothwendig ist, dass vielmehr gelegentlich andere Blattstellungen zu Stande kommen, als man nach den herrschenden Druckverhältnissen, soweit sie sich abschätzen lassen, erwarten sollte. Die Wirksamkeit des Druckes als des Factors, welcher die Organbildung wachsender Scheitel hauptsächlich be-

herrscht, dürfte damit wohl sehr in Frage gestellt sein. Man wird vielmehr geneigt sein, Goebel beizustimmen, wenn er (898, p. 120) sagt: „Nirgends lässt sich erweisen, dass so grob mechanische Beziehungen wie Druckverhältnisse einen so weitgehenden Einfluss auf die Gestaltung ausüben."

Zum Schlusse sei es mir noch gestattet, einige sehr bemerkenswerthe Sätze Hofmeister's (868, p. 638) anzuführen. „Obwohl diese (die seitlichen Sprossungen) in sehr vielen Fällen während des Jugendzustandes in umhüllende Gebilde auf engste eingepresst sind, so kann doch kein Beispiel mit Sicherheit genannt werden, welches darthäte, dass durch diese Einpressung in Hüllen von bestimmter Form die Gestaltung einer sich entwickelnden Knospe, eines sich entwickelnden Blattes in irgend wesentlicher Weise beeinflusst würde. Der mechanische Druck, welcher ein in engen Hüllen rasch wachsendes Gebilde, eine beblätterte Knospe erfährt, kann Verschiebungen der Blattmedianen, Abplattung des Complexes der Blätter hervorrufen; . . . die Pressung der umhüllenden Theile kann auf den umhüllten tiefe Einprägungen zurücklassen; . . . aber selbst bei derartigen Vorgängen sind eigenartige Wachsthumserscheinungen der eingeschlossenen Bildungen massgebend betheiligt; und die durch die Pressung der benachbarten Gebilde auf die wachsende Knospe, das wachsende Blatt geübte Modification der Gestaltung ist entweder rasch vorübergehend, oder, wenn bleibend, ganz unerheblich. Die abgegliederten Sprossungen des Pflanzenkörpers erlangen ihre definitive Form im allgemeinen durch Wachsthumsvorgänge, welche selbstständig, nicht beeinflusst und geregelt durch den Contact und den Druck der im Knospenzustande an die betreffende Sprossung grenzenden Gebilde verlaufen."

b) Die Raumverhältnisse.

Wenden wir uns nun schliesslich zur Behandlung der letzten Frage, ob sich in der That die Blattbildung am Scheitel nach den Raumverhältnissen richtet. Es wurde schon oben erwähnt, dass sie sich eigentlich kaum von der Druckfrage trennen lässt. Was im vorigen Abschnitt von den Druckbeziehungen gesagt ist, gilt zum grössten Theile gleichzeitig von den Raumverhältnissen. Hier sollen vor allem noch solche Fälle zur Sprache kommen, wo besonders deutlich ersichtlich ist, dass der Vegetationspunkt keineswegs ein blosser Abguss des Raumes ist, der ihn umschliesst, dass die Blattbildung ihre eigenen Wege gehen kann, ohne sich um räumliche Beziehungen zu kümmern.

Auf den ersten Blick mag es allerdings als sehr einleuchtend erscheinen, besonders bei der Betrachtung verticillirter Stellungen, dass die Raumverhältnisse von Einfluss sind. Diese Ansicht hatte z. B. auch Sachs. Er sagt (898, p. 87): „Ist einmal . . . die Zahl der ersten Quirlglieder gegeben, so ist damit auch oft die Zahl und Stellung der folgenden bestimmt; die Glieder des folgenden Kreises von Organen alterniren mit den vorausgehenden, haben also dieselbe Zahl und ihre Stellung ist durch die Winkel zwischen den Gliedern des vorausgehenden Kreises bestimmt. Daher kommt es, dass auch Abnormitäten auf Grund dieses Gesetzes sich in regelmässige Gestalten umwandeln[1]. So findet man z. B. in derselben Inflorescenz von *Gentiana lutea* statt regelmässig typischer fünfzähliger Blüthen — 3zählige, 4—6—7—8zählige Kreise des Kelches, der Corolle und des Androeceums." Weil also der Raum, den z. B. ein viergliedriger Quirl einschliesst, ein Viereck ist, deshalb ist der folgende Wirtel wieder vierzählig u. s. w. Nun bietet aber gerade die Teratologie, die Sachs selbst anführt, eine Menge Fälle (siehe Penzig I und II), wo die Gliederzahl der aufeinanderfolgenden Wirtel verschieden ist. Aber auch die normale Blattbildung liefert Beispiele genug. Es giebt vielleicht keine decussirtblättrige Pflanze, an der nicht gelegentlich Sprosse auftreten, die von der Bildung zweigliedriger Quirle zu der dreigliedriger übergingen. Und z. B. bei manchen *Erica*- und *Linaria*-Arten findet man an einer und derselben Achse 2—8gliedrige Wirtel, oft in raschem, buntem Wechsel. All das sind Beweise, dass der Scheitel keineswegs bestrebt ist, immer gewissermassen einen Abguss des Raumes zu liefern, den die letztentstandenen Blätter ihm frei lassen.

Ich möchte in dieser Hinsicht nochmals auf die oben beschriebenen Uebergänge von einem Stellungsverhältniss in ein anderes hinweisen. Raumverhältnisse können hier nicht das Entscheidende sein. Ein besonders prägnanter Fall möge hier noch hinzugefügt werden. Er betrifft *Antirrhinum majus* (Fig. 36,

1) Zur Bekräftigung seiner Ansicht weist Sachs auf die Astquirle der Abietineen hin. Diese „entstehen nicht direct übereinander, ohne gegenseitigen Contact; sie haben daher verschiedene Gliederzahl an derselben Sprossachse und alterniren auch nicht, wie sonst consecutive Quirle" (l. c. p. 87, Anm. 2). Nun ist aber in neuester Zeit von Correns (899) für Moose und von Raciborski (900) für höhere Pflanzen nachgewiesen worden, dass die regelmässigste Aststellung (2- und 3gliedrige alternirende Quirle, $^1/_2$-, $^1/_3$-, $^1/_4$-, $^2/_5$-, $^3/_8$-Stellung) zu Stande kommen kann, ohne dass dabei Raum-, Druck- oder Contactverhältnisse irgend eine Rolle spielten.

Taf. IV). Man findet bei dieser Pflanze hin und wieder Seitenzweige, die erst dreigliedrige Wirtel tragen, dann aber zur Bildung zweigliedriger übergehen. Zufällig fand ich einen solchen Fall bei einem Scheitelpräparat. Der dargestellte Vegetationspunkt ist der einer Achselknospe von dem Blatte eines zweigliedrigen Quirles. *VV* sind die nach der Tragblattseite etwas convergirenden Vorblätter, auf die ein ziemlich regelmässiger dreizähliger Quirl folgt, dessen eines, dem Tragblatte zugekehrtes Blatt erheblich grösser ist als die beiden anderen. Der folgende Quirl ist nicht mehr regelmässig, er sieht ungefähr aus wie eine Uebergangsstellung zu spiraliger Anordnung. Wären die Raumverhältnisse das Ausschlaggebende, so müsste in der That wohl auch eine solche resultiren. Wie wir aber sehen, stehen die beiden jüngsten Blätter einander genau gegenüber und leiten offenbar wieder decussirte Stellung ein.

Noch augenfälliger wird die Unmöglichkeit, die Stellungsverhältnisse aus den Raumverhältnissen zu erklären, wenn man complicirtere Gestaltungsvorgänge ins Auge fasst. Z. B. die morphologischen Verhältnisse von *Thelygonum cynocrambe*, von dem Poulsen (893, p. 121) mit Recht sagt: „Was dieses kleine, unscheinbare Gewächs zu einem der eigenthümlichsten in Europa macht, ist sein ganz eigenartiger Verzweigungsmodus, über den man wohl noch nicht ganz im klaren ist.“ Die Blätter stehen im unteren Theile der Pflanze opponirt und decussirt, sie haben; wie schon die Kotyledonen, Nebenblätter. Im oberen Theile sind sie in regelmässiger $^1/_4$-Spirale angeordnet, und zu dem Blatte stehen bracteenlos die männlichen Blüthen in wenig gliedrigen Gruppen genau opponirt. Es ist hier nicht der Ort, näher auf die morphologische Deutung dieser aussergewöhnlichen Stellungsverhältnisse einzugehen (man vergl. darüber Balicka-Iwanowska 897, p. 358). Nur das soll betont werden, dass man hier mit den Raumverhältnissen gar nichts erklären kann. Man vergleiche die drei aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien, die Fig. 37—39, Taf. IV wiedergegeben sind. In Fig. 37 ist eben das erste Blattpaar mit seinen Nebenblättern angelegt worden, decussirt zu den Kotyledonen, die mit ihren Nebenblättern zu einer Scheide verwachsen sind. Fig. 38 zeigt das nächste Stadium: das zweite Blattpaar mit seinen Nebenblättern ist in regelrechter Decussation zum ersten entstanden. Bis hierher bietet die Entwickelung nichts besonders Auffälliges. Nach den Raumverhältnissen, wie sie an dem Scheitel Fig. 38 herrschen, würde man im nächsten Stadium etwa einen vier-

gliedrigen Quirl erwarten, dessen Glieder diagonal in den vier Ecken zwischen II II und $N_2 N_2$ entstünden. Raum- und Druckverhältnisse sind hier offenbar verhältnissmässig einfach und leicht übersehbar. Aber trotzdem dürfte niemand errathen, welche Anordnung sich ergiebt. Sie ist in Fig. 39 dargestellt. Es ist der Uebergang zur Blüthenregion, also zur $^1/_4$-Spirale der Blätter. II II sind die Blätter des zweiten Blattpaares nach den Keimblättern, $N_2 N_2$ die dazu gehörigen Nebenblätter. III ist das erste Blatt der Spirale, $N_3 N_3$ seine Nebenblätter, $Bl_1 Bl_1$ die ersten Blüthen, von denen die eine III ziemlich genau opponirt ist. Um $^1/_4$ des Scheitelumfanges verschoben bezeichnet IV das nächste Blatt der Spirale, $N_4 N_4$ seine Stipeln, $Bl_2 Bl_2$ sind die zweite Blüthengruppe. Wer kann wohl hier noch mit räumlichen Beziehungen erklären wollen, warum auf das regelmässige Bild Fig. 38 das complicirte in Fig. 39 folgt?

Schliesslich sei noch auf eine Erscheinung hingewiesen, deren Untersuchung besonders geeignet sein muss, Licht über den Einfluss von Raumverhältnissen auf die Blattbildung zu verbreiten: die Superposition. In der Blüthenmorphologie ist bekanntlich die Superposition ganzer Wirtel nicht gerade etwas sehr Seltenes, immer aber etwas, was als auffällig erschien, und zu dessen Erklärung die Morphologen aller Richtungen viel Scharfsinn und Mühe verwandt haben. Vor allem auch die Anhänger der Drucktheorie. Für sie, denen Raumverhältnisse ausschlaggebend sind, ist die Alternation ohne weiteres verständlich; bei der Superposition indessen müssen natürlich ganz besondere Complicationen vorhanden sein, in Folge deren eine Alternation unmöglich wird. Schumann's „Blüthenmorphologische Studien" (889) sind ein Versuch, diese zu erforschen. Unserem Programme zufolge können wir ihm hier nicht folgen, für uns handelt es sich zunächst nur um Superpositionen in der vegetativen Region. Freilich sind sie hier sehr selten. Ich habe zwar in der Literatur eine ganze Reihe von Fällen gefunden, aber die wenigsten halten vor der Kritik Stand.

Die Mehrzahl der mir bekannten Fälle hat van Tieghem (896) zusammenfassend untersucht, leider aber nur makroskopisch an frischem und Herbarmaterial, nicht entwickelungsgeschichtlich. Nach ihm zeigen von allen den Gewächsen, wo man Superposition der aufeinanderfolgenden Blattpaare hat finden wollen, nur vier echte Superponirung: die Viscaceengattungen *Bifaria*, *Distichella* und *Heterixia*, und die Zygophyllaceengattung *Porlieria*, ausserdem

natürlich einige Algenarten, von denen es ja schon länger bekannt ist (Cramer 864, Geyler 866 u. a.). Von den drei Viscaceen, die ich leider nicht untersuchen konnte, ist besonders *Distichella* interessant, da bei ihr sogar die beiden Vorblätter der Seitenzweige nicht lateral zum Tragblatt, sondern nach vorn und hinten fallen, so dass sich die Verzweigung dieser Pflanzen zeitlebens immer in der einen Ebene, der Medianebene der Kotyledonen vollzieht. Es ist klar, dass, wenn die Raumverhältnisse das Ausschlaggebende sind, sie hier ganz besonders eigenthümliche sein müssen. — Von den drei bekannten *Porlieria*-Arten habe ich *P. hygrometrica* an lebendem Material untersuchen können. Die noch nicht ganz abgeschlossene eingehende Untersuchung gedenke ich später zu veröffentlichen, hier sei nur soviel erwähnt, dass bei dieser *Porlieria* beides, alternirende und superponirte Quirle neben einander in unregelmässigem Wechsel vorkommen. Die Raumfrage kann dabei keine Rolle spielen.

A. Braun hatte (831, p. 377) Superposition noch für eine Reihe anderer Gewächse angegeben. Van Tieghem zeigt, dass bei allen die Superposition nur scheinbar ist, doch sind seine Ausführungen nicht in allen Fällen überzeugend. So fasst er z. B. die Zygophyllaceen-Gattungen der Unterfamilie der *Zygophylloideae* (Engler 890, p. 78) mit Ausnahme der Gattung *Sarcozygium*, die decussirt beblättert ist, und *Porlieria*, für die er, wie erwähnt, echte Superposition gelten lässt, als Sympodien auf, die normal decussirte Blattstellung haben sollen. Jedes Glied soll nur ein Blattpaar tragen, und die Vorblätter des Fortsetzungszweiges sollen nicht lateral stehen, sondern vorn und hinten. Dieser Deutung sind meine entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen nicht günstig, ich fand z. B. auch bei *Zygophyllum fabago* echte Superposition. In gleicher Weise deutet van Tieghem die Euphorbien, die superponirte Blattpaare tragen, als Sympodien mit der „Uebergangsdivergenz" $^1/_2$. Aber Warming's (896) Abbildungen von Scheitelansichten sprechen wieder nicht für seine Deutung. Und bei den *Mesembryanthemum*-Arten, die sich um *Mesembryanthemum linguaeforme* gruppiren, lassen es mich wieder eigene Untersuchungen als wahrscheinlich vermuthen, dass echte Decussation mit frühzeitiger Internodiendrehung vorliegt.

Von anderen, bei van Tieghem nicht erwähnten Fällen von Superposition sei hier noch erwähnt, dass von Schumann (892) die angeblich vorkommende Superposition einzelner Blätter bei

Calla palustris (p. 36), bei *Tofieldia* (p. 38) und bei *Nelumbo* (p. 67) als nur scheinbar erkannt wurde. Das Gleiche dürfte von dem einzigen auf das Deckblatt folgenden und diesem superponirten Vorblatte der Blüthen von *Myristica* und einigen anderen Myristicaceen (*Irianthera*, *Knema*, *Osteophloeum*) gelten, von dem Eichler (878, p. 145) sagt: „Ein einziges, der Bractee superponirtes Vorblatt wäre eine ganz unerhörte Erscheinung." Warburg (897, p. 44) vermuthet eine seitliche Anlegung und nachträgliche Verschiebung. Frisches Material, an dem allein die Entscheidung möglich wäre, habe ich nicht erhalten können, ebenso nicht von der Vochysiacee *Callisthene*, von der Petersen (896, p. 317) angiebt, dass sie zweigliedrige nicht alternirende Quirle habe. — Es sei noch angeführt, dass Dingler (897, p. 332) bei einem fasciirten Bambushalm Superposition zweier Primordien constatirte mit dem ausdrücklichen Hinweise darauf, dass man nach den Raumverhältnissen eine andere Stellung hätte erwarten sollen. „Dass hier ein sogenannter teratologischer Fall vorliegt, nimmt demselben nicht seine Beweiskraft, denn mechanische Verhältnisse müssen bei Missbildungen ebensogut zur Wirkung kommen als bei normaler Gestaltung" (p. 333).

Schliesslich wird noch Superposition angegeben für die Blätter mancher Urticaceen. „Bei der Gattung *Pellionia* stehen die Blätter zweireihig und gegenständig, nicht gekreuzt; hier ist das eine Blatt oft so schwach entwickelt, dass es kaum bemerkt wird und nur die grösseren alternirend zweireihig stehenden Blätter hervortreten" (Engler 894, p. 99). Schon Weddell (856, p. 291) erkannte, dass diese Stellung auf decussirte Anordnung zurückzuführen sei. Entwickelungsgeschichtlich bestätigen es Golenkin (896, p. 20) für *Elatostemma*, Goebel (898, p. 95) ebenfalls für *Elatostemma* und für *Pellionia Daveanana*. Fig. 40, Taf. IV giebt eine Scheitelansicht der letzteren Pflanze. Man erkennt daran, dass die Blattpaare schon von ihrem ersten Auftreten an aus ungleich grossen Blättern gebildet werden. Die kleineren Blätter (1, 2, 3 in Fig. 40) bleiben zeitlebens sehr viel kleiner als die grösseren, sie sind am fertigen Spross häufig noch als kleine abfällige, rund-stielförmige Schuppen (*a*, *a* in Fig. 41) zu sehen. Ihre Nebenblätter dagegen sind fast genau so stark entwickelt (N_1, N_2 in Fig. 40, *Na*, *Na* in Fig. 41) als die der grösseren (N_I N_{II} in Fig. 40). Die scheinbar zweizeilige Anordnung kommt durch frühzeitig eintretende Internodiendrehung zu Stande, und zwar wechselt der Sinn dieser

Drehung, die von äusseren Einflüssen anscheinend nicht beeinflussbar ist, mit jedem Blattpaare. Die grösseren Blätter entstehen nämlich stets auf der Unterseite des Vegetationspunktes. Würde die Internodiendrehung einsinnig sein, so müssten also alle grossen Blätter auf die eine, alle kleinen auf die andere Flanke des Sprosses zu stehen kommen. Und das ist bekanntlich nicht der Fall[1]).

Somit scheiden auch diese Urticaceen aus der Reihe der Gewächse aus, bei denen sich echte Superposition vorfindet, und es bleiben — von dem zweifelhaften Vorkommen bei *Callisthene* abgesehen — nur die drei oben erwähnten Viscaceengattungen und einige Zygophyllaceen übrig. Doch können wir mit Fug und Recht verschiedene Rubiaceen dazu rechnen. Die Blattstellung ist bei dieser Familie zwar, wie allbekannt, decussirt; doch werden in manchen Fällen die Nebenblätter so frühzeitig angelegt, und sie halten in ihrer Entwickelung so gleichmässig Schritt mit den Laubblättern, dass man diese mit ihren Nebenblättern als mehrgliedrige Wirtel betrachten kann. Scheinbar finden sich ja auch z. B. bei *Galium cruciatum*, *G. boreale* u. a. Arten superponirte vierzählige Wirtel. Auch wenn man eine Scheitelansicht betrachtet, erhält man den gleichen Eindruck. Man betrachte z. B. Franke's (896) Fig. 10, Taf. I, wo ein Scheitel von *Galium boreale* abgebildet ist. Den Raumverhältnissen würde es entsprechen, wenn die viergliedrigen Scheinwirtel miteinander alterniren würden. Das thun sie aber nicht, die Hauptblätter des einen Quirles sind den Nebenblättern des jeweils voraufgehenden Scheinquirles superponirt, und umgekehrt die Nebenblätter des einen den Laubblättern des anderen. Räumliche Beziehungen sind also hier für die Blattstellung nicht entscheidend. Es gilt das auch für die erwähnten Zygophyllaceen. Der Raum, den ein Quirl von *Porlieria hygrometrica* umschliesst, ist im wesentlichen immer der gleiche, Raumverhältnisse können also nicht entscheiden, ob sich die Medianebene des nächstfolgenden Blattpaares senkrecht oder parallel zu der des letzten Quirles einstellt. Und bei den Viscaceen werden wir Analoges voraussetzen dürfen. —

---

1) In Goebel's (898, p. 95) Fig. 63, die den Querschnitt einer Sprossknospe etwas oberhalb des Scheitels darstellt, sind die Verhältnisse richtig wiedergegeben. Dagegen stimmt die Figurenerklärung zu Fig. 62, p. 94, die ein Sprosstück von *Pellionia Daveanana* darstellen soll, für diese Pflanze nicht. Sie würde auf *Elatostemma sessile* passen. Es liegt wohl ein Versehen vor.

Für Achselknospen wird die Ansicht, dass die Raumverhältnisse des Blattwinkels für die Ausgestaltung des Achselproductes massgebend sind, auch von L. Koch (893, p. 477) bestritten. Er macht besonders darauf aufmerksam, dass die jungen Achselsprossen sich den Raum zu ihrer Ausbildung nicht erst dadurch schaffen müssen, dass sie sich zwischen Achse und Tragblatt einpressen und beide auseinanderschieben, womit allerdings für den Scheitel unvermeidliche Druckwirkungen verbunden sein müssten, sondern „dass durch Wachsthumsvorgänge des Mutterorgans oder anschliessender Gewebepolster den seitlichen Bildungen der für ihre individuelle Entwickelung nöthige Raum zur Verfügung gestellt wird“ (l. c. p. 478). Erkennt man die Richtigkeit dieses Satzes an, „so rücken allenfallsige mechanische Einflüsse in ihrer Bedeutung an zweite oder gar dritte Stelle. In der vegetativen Region . . . spielen speciell im Hinblick auf die Seitensprosse derartige secundäre Einflüsse nach meinen Erfahrungen keine grosse Rolle“ (l. c.). Koch giebt dann weiterhin zu, dass es vorkomme, dass „gelegentlich der Herstellung des Schutzapparates über dem Achselspross (Helmbildung) der von der Innenseite des Stützblattes austreibende höckerförmige Auswuchs mit dem Scheitel der Sprossanlage in Contact tritt.“ Aber „der Vergleich mit Achselsprossen ohne Contact ergab, dass durch derartige Vorgänge die individuellen Formverhältnisse bei keiner der hierauf untersuchten Pflanzen in nennenswerther Weise beeinflusst wurden“ (l. c. p. 478).

Sehr beachtenswerth ist, was Koch (893, p. 476) gegen Schumann's Ansicht vorbringt, der Vegetationskegel verhalte sich wie eine halbplastische Masse, die alle Ecken ausgiesst. „In diesen Angaben ist die Wachsthumstendenz der Substanz der Sprossspitze, die, wie die bei spiraligen und decussirten Blattsystemen unterschiedlichen, für den betreffenden Fall sich aber in ganz bestimmter Folge vollziehenden Gestaltungsvorgänge am Sprossscheitel und ebenso die Wiederkehr dieser, sowie an sich unbedeutender Formeigenheiten des primären Vegetationspunktes am secundären lehren, doch wohl erblicher Natur sein muss, allzusehr zu Gunsten einer rein mechanischen Erklärung in den Hintergrund geschoben. Die Hauptsache eines Gusses ist, um bei dem gewählten Bild zu bleiben, die Form. Deren Herstellung würde der Nachbarschaft, also den Blättern und Theilen der Mutterachse, zufallen. Diese müssen, wenn das Product, was doch nicht anzunehmen ist, nicht total willkürlich ausfallen soll, in Wachsthumsvorgänge eintreten, die

man sich schwerlich anders als specifische, erblich fixirte, vorstellen kann. Nimmt man solche aber überhaupt erst einmal an, so liegt es doch näher, mit ihnen das entstehende Gebilde auszustatten."

Gewiss wird man sich dieser Argumentation im vollen Umfange anschliessen müssen. Nach der Ansicht, die den Ort der jungen Anlagen durch die Wachsthumsmodalität der älteren Blätter bestimmt werden lässt, — welche Wachsthumsmodalität mit einer alle Vorstellungsmöglichkeit übersteigenden Präcision erfolgen muss, um immer gleiche Bedingungen herzustellen — wird gegenüber der anderen Ansicht, wonach die Blattstellung durch specifische Wachsthumsvorgänge der organbildenden Scheitelregion zu Stande kommt, in der That der Vererbungsmechanismus derartig complicirt, dass schon sehr gewichtige Gründe vorliegen müssten, um uns zu veranlassen, der complicirteren Anschauung den Vorzug vor der einfacheren zu geben. Solche aber liegen nicht vor.

Schumann betont ausdrücklich, dass ihm die Contacte, nicht die Wachsthumsvorgänge am Scheitel selbst „nicht weiter erklärbare Thatsachen sind, welche durch erbliche Uebertragung bedingt werden" (894, p. 177). Aber er giebt selbst (892, p. X) zu, dass es „für unseren Verstand unfassbar ist, dass gerade die zur Bildung eines bestimmten Blattarrangements nothwendigen Räume in genau der bestimmten Grösse und genau derselben Wiederholung geschaffen werden."

Insbesondere aber wendet sich Weisse (894) mehrfach gegen die „gegnerische Auffassung, nach welcher die Blattstellung für jede Species eine durch Vererbung fixirte Erscheinung ist" (p. 255). Wenn „einer bestimmten Pflanzenart im allgemeinen auch eine bestimmte Blattstellungsart zukommt", so hat dies nach seiner Auffassung „lediglich darin seinen Grund, dass die bedingenden morphologischen Factoren für ein und dieselbe Species im allgemeinen die gleichen bleiben" (p. 238). Nachdrücklich betont er (p. 283) den „principiellen Gegensatz der Anschlusstheorie gegenüber der alten idealistischen Auffassung, wonach eine bestimmte Blattstellung für die Pflanze nicht als ein „Ziel", sondern als eine mehr oder weniger zufällige „mechanische Folge" anzusehen ist."

Dazu ist zunächst zu bemerken, dass, eine Erscheinung als „vererbt" und als ein „Ziel" anzusehen, durchaus nicht ein- und dasselbe ist. Weisse selbst ist ja wie Schumann gezwungen, die „bedingenden morphologischen Factoren" als vererbt anzunehmen, ich traue ihm aber nicht zu, dass er sie auch als „ein

Ziel“ für die Pflanze ansieht. Soviel ist sicher, dass die Blattstellung — gleichviel, ob man specifische Wachsthumsvorgänge des Scheitels selbst oder solche der älteren ihn umgebenden Organe als ausschlaggebend ansieht — ein für jede Species durch Vererbung fixirter Charakter ist (dem natürlich wie jedem anderen solchen Charakter eine gewisse Variationsbreite zukommt). Das geht schon daraus hervor, dass man zufällig auftretende Abweichungen in der Blattstellung durch Vererbung fixiren kann, wie es z. B. de Vries (892) bei *Dipsacus silvestris* u. a. Pflanzen gelang. Im übrigen lässt sich hier schwer etwas beweisen. Wer, in der Ueberzeugung, dass die Blattstellung eine zufällige mechanische Folge für die Pflanze ist, annehmen will, ein Vegetationspunkt einer Rose z. B. oder der von *Vitis* würde bei entsprechenden Raumverhältnissen dreigliedrige alternirende Quirle bilden — dem können wir das nicht gegenbeweisen. Das ist Geschmackssache. Uns erscheint es als wahrscheinlicher, dass er auch bei geänderten Raumverhältnissen bestrebt sein würde, die Organbildung so beizubehalten, wie er sie bisher innegehalten hat.

Wenn Weisse (894, p. 284) argumentirt: „Die bei Aenderung von mechanischen Factoren eintretende Aenderung der Blattstellung scheint mir darauf hinzuweisen, dass die bei einer Pflanze zu beobachtende Blattstellung nicht durch eine „innere Wachsthumstendenz“ erklärt werden kann“, so ist dem zunächst entgegenzuhalten, dass eine solche Aenderung, wie oben auseinandergesetzt, noch gar nicht exact bewiesen worden ist. Aber auch wenn dies geschehen wäre, auch dann würde das kein Beweis gegen „innere“ Gründe als Ursachen der Blattstellung sein, wie oben (p. 54) auseinandergesetzt wurde. —

Nachdem wir nun in diesem Abschnitte eine ganze Reihe von Fällen gefunden haben, in denen Raumverhältnisse ohne jeden Einfluss auf das Zustandekommen einer bestimmten Blattstellung sind, sind wir wieder vor die Frage gestellt: Ist es wohl wahrscheinlich, dass die Stellungsverhältnisse das eine Mal nachweisbar ohne Mitwirkung räumlicher Beziehungen zu Stande kommen, das andere Mal aber von diesen abhängig sein sollen? Wir werden diese Frage verneinen müssen wie schon bei der Erörterung der Druck- und der Contactbeziehungen. Die Grundlagen, auf denen sich die Drucktheorie aufbaut, haben sich damit als unrichtig herausgestellt, Auch die theoretischen Vorstellungen von Schumann und Weisse vermögen uns keine befriedigende Aufklärung darüber zu geben,

welche Ursachen die Entstehungsorte der Neubildungen am Scheitel bedingen. —

Betreffs der Hofmeister'schen Blattstellungslehre, die ich wohl als allgemein bekannt voraussetzen darf und die in mehr als einer Hinsicht sowohl der Anschluss- als der Drucktheorie als Ausgangspunkt gedient hat, kann ich mich darauf beschränken, auf das hinzuweisen, was bei Schwendener (879), Vöchting (894), Weisse (894) und Raciborski (894 II) über sie gesagt ist. —

3. Die teleologischen Theorien.

Unter der Bezeichnung „teleologische Theorien" fasse ich alle diejenigen Blattstellungstheorien zusammen, die die Blattstellung mit Nützlichkeitsgründen erklären wollen. Das Vorherrschen bestimmter Blattstellungen erklären sie damit, dass die ihnen entsprechende Vertheilung der Blätter um die Achse für die Pflanze die nützlichste und praktischste sei. So stellt z. B. nach Wiesner (875, p. 141) die Formel $\frac{2z - \sqrt{5} - 1}{2(z^2 - z - 1)}$ den allgemeinen Ausdruck dar für die irrationalen Werthe der Blattstellungsverhältnisse mit constanten Divergenzen. „Der Zweck, den die Natur erreicht, indem sie für z die einfachsten Werthe wählt, ist leicht einzusehen: es wird mit der möglichst kleinen Zahl der Blätter bei gleichmässiger Anordnung eine möglichst vielseitige Vertheilung der Blätter um die Achse herum erreicht" (p. 142). Aehnlich äusssert sich Chauncey Wright (871). Bei den in der Natur vorkommenden Spiralstellungen „each leaf of the cycle is so placed over the space between older leaves nearest in direction to it as always to fall near the middle, and never beyond the middle third of the space, or by more than one sixth of the space from the middle, until the cycle is completed, when the new leaf is placed exactly over an older one" (p. 399). Diese Anordnung hat den Nutzen, dass die Blätter „are exposed most completely to light and air" (p. 400). Auch C. de Candolle (881) geht von der Annahme aus, dass die Anordnung nach den Divergenzen der Hauptachse die beste Ausnutzung des Lichtes ermögliche. Ebenso sieht Hanstein (882) eine Veranlassung für die regelmässige Anordnung der Phyllome an dem tragenden Stengel in der Nothwendigkeit einer freien Stellung der Blätter gegen Luft und Licht. „Je gedrängter und je zahlreicher die Blätter am Sprosse auftreten, je grösser ihre

Spreiten und je kürzer ihre Blattstiele sind, desto künstlicher müssen sie um den Stengel herum vertheilt und angeordnet sein" (p. 46).

Noch andere Momente werden z. B. von Kerner (896) herangezogen. Er sucht eine Beziehung zwischen der Stellung der Laubblätter und ihrer Form; „mag ein kleines beblättertes Pflänzchen oder ein reich belaubter mächtiger Baum in den Kreis der Betrachtung gezogen werden, immer wird man finden, dass die Zahl der Orthostichen an den aufrechten Stengeln desto geringer ist, je breiter die Laubflächen sind" (p. 393). Dagegen heisst es dann freilich wieder (p. 389): „Der Grund, warum jede Pflanzenart ganz unabhängig von äusseren Einflüssen, sozusagen ohne Kenntniss von den Verhältnissen, denen ihre Laubblätter in Zukunft ausgesetzt sein werden, schon in der Knospe die Blätter in vortheilhafter Weise anlegt, kann nur aus der specifischen Constitution ihres Protoplasmas erklärt werden."

Auch Delpino (883) lässt neben mechanischen noch biologische Ursachen gelten. „Che alle cause meccaniche si associno cause fisiologiche è indubitata" (p. 320). So nimmt er z. B. für die distiche Stellung an, „che sia dovuta a due ordini di rapporti della regione vegetante, quando alla natura del substrato, quando all' azione della luce" (p. 321). Ihr Zweck ist, di „procurare alla superficie fogliata . . . la migliore possibile orientazione verso la luce soltanto, oppure verso la luce e l'aria nello stesso tempo" (p. 322). In seiner zweiten Mittheilung (892) macht er noch ein anderes Moment geltend. Er macht darauf aufmerksam, dass bei der Anordnung der Blätter nach der irrationalen Grenzdivergenz der Hauptreihen nie ein Blatt genau über ein anderes fällt. Diese Anordnung „risponde ad un optimum meccanico, perchè solo per questa condizione è assicurato ai fusti ed ai rami il maximum di concatenazione e di resistenza alla flessione e alla fragilità" (p. 224).

Allen diesen Theorien gegenüber, auf deren eingehendere Darstellung ich wohl verzichten darf, ist zunächst zu bemerken, dass die vorausgesetzte Nützlichkeit der jeweiligen Blattstellung durchaus nicht bei allen Pflanzen einzusehen ist. Es erscheint zwar sehr einleuchtend, dass z. B. für einen an der Wand kletternden *Hedera*-Spross die zweizeilige Blattstellung die denkbar günstigste ist; für zahlreiche Gramineen, Papilionaceen u. s. w. aber ist der Nutzen der distichen Blattanordnung nicht ohne weiteres ersichtlich. Dagegen ist z. B. für diejenigen Pflanzen, bei denen die

Scheiden der Blätter eines Blattpaares zu Becken verwachsen, die als Wasserreservoir dienen (*Dipsacus-*, *Silphium*-Arten, s. Kerner 896 I, p. 230), der Nutzen, den sie von ihrer decussirten Stellung haben, einleuchtend. Ständen die Blätter spiralig, so könnte die Beckenbildung nicht erfolgen und das Wasser liefe ab. Andererseits ist dieselbe decussirte Stellung für die horizontalen Seitenzweige von Bäumen und Sträuchern offenbar ungünstig, ebenso für Rosettenpflanzen, da hier erst durch nachträgliche Drehungen und Verschiebungen die Blätter in die günstigste Lichtlage gebracht werden müssen. Ueberhaupt sind alle die secundären Stellungsänderungen, die ja sehr zahlreich sind (Scheinquirle z. B. der Peperomien, Scheinspiralen z. B. bei Loasaceen, den älteren Zweigen von Eucalypten, manchen Lauraceen u. s. w.), an und für sich Gegenbeweise gegen die teleologischen Theorien. In Folge dessen sucht auch Airy (874) in seiner Blattstellungstheorie den Nutzen der verschiedenen Anordnungen nicht am fertig ausgewachsenen Spross, sondern in den dicht zusammengepackten Organen („close-packed forms of plant-growth", Knospen, Involucren, Rosetten, Zwiebeln u. s. w.). Airy's Theorie ist ein entschieden geistreicher und interessanter Versuch, die Blattstellungen zu erklären; sonderbarer Weise ist sie so gut wie unbekannt geblieben. Nur Beijerinck (886, p. 129) schliesst sich ihr im wesentlichen an. In der eigentlichen Blattstellungsliteratur finde ich sie nur einmal ganz kurz bei Schwendener (883; 898 I, p. 125) erwähnt. Und doch kann Airy in gewisser Hinsicht als Vorläufer der mechanischen Theorien gelten. Ich will die Hauptgedanken seiner Ausführungen in ganz kurzen Zügen recapituliren.

Nimmt man an, dass die erwähnten gedrungenen Pflanzentheile der Ort sind, wo sich der Nutzen der Blattstellung zeigt, „it is seen that the characteristic feature which distinguishes them from the elongated forms is contact between neighbouring leaves (or shoots). The whole surface of the stem is occupied by their bases, and no vacant interstices are left between them. It is plain that the process of cell-growth has resulted in great mutual pressure between neighbouring leaves and shoots. Recognizing this fact of mutual pressure, we can see that leaf-order is useful in these close-packed forms by securing equal development of leaves and therefore economy of space. If the whole space is to be occupied, and the leaves or shoots are to have equal development, there must be orderly arrangement of some kind. The principle of economy

of space under mutual pressure is put forward as of chief importance in leaf arrangement“ (p. 299).

Nun muss es offenbar für eine Knospe vortheilhaft sein, dass soviel Blätter als möglich eine möglichst weite Entwickelung in ihr erreichen, damit sie bei Eintritt günstiger Temperatur sofort ihre Ausbildung beenden und in Function treten können. Andererseits müssen die Blätter so klein bleiben, dass sie den Schutz der Deckschuppen geniessen können. Beide Vortheile werden vereinigt durch eine „verticale Zusammenziehung der Blattstellung.“

Airy nimmt nämlich an, dass die ursprüngliche Blattstellung, aus der alle anderen hervorgegangen sind, die zweizeilige gewesen ist. Diese ist aber für die Erfüllung der Forderung, dass die Knospe bei der geringsten Länge die Maximalzahl von Blattanlagen einschliessen solle, wie leicht ersichtlich, sehr ungünstig. Es werden also von vornherein diejenigen Knospen im Vortheil gewesen sein, bei denen eine kleine seitliche Abweichung der Blätter von der Verticalen eingetreten ist, denn mit dieser Abweichung ist eine Verkürzung der ganzen Knospe verbunden. Da nämlich, wie oben gezeigt wurde, in Folge des gegenseitigen Druckes die Blätter in unmittelbarem Contact stehen müssen, so wird bei seitlicher Abweichung ein jedes Blatt etwas niedriger zu stehen kommen und damit die Länge der ganzen Knospe bei derselben Blattzahl reducirt werden. Je kürzer aber die Knospe, desto vortheilhafter für die Pflanze; daher wurden diese Abweichungen von der distichen Stellung, welche die Verkürzungen der Knospen zur Folge hatten, allmählich fixirt. Airy zeigt nun an einem Modell, dass Kugeln, die nach der Divergenz $^1/_2$ an einem Bande befestigt sind, bei longitudinalem Drucke in Spiralstellungen der Hauptreihe übergehen. So sollen durch die eben auseinandergesetzte „Condensation“ der ursprünglich allenthalben zweizeiligen Stellung die Spiralstellungen nach der Hauptreihe entstanden und in Folge der damit verbundenen vortheilhaften Knospenverkürzung fixirt worden sein.

Die Mängel dieser Theorie, insbesondere die Grundlosigkeit der Annahme von der Ursprünglichkeit der distichen Stellung, springen in die Augen; doch kann man nicht umhin, anzuerkennen, dass sie geistreich erdacht und durchgeführt ist.

Damit hätten wir die hauptsächlichen teleologischen Theorien erwähnt. Näher auf ihre Kritik einzugehen, kann ich unter Hinweis auf die Kritiken bei Schwendener (879; 883) und Weisse (894) unterlassen. Ich möchte nur noch betonen, dass meines

Erachtens ein jeder Versuch, die Blattstellungen teleologisch, aus Nützlichkeitsgründen erklären zu wollen, von vornherein principiell verfehlt ist. Die Thatsache, dass irgend ein gestaltender (oder physiologischer) Vorgang zweckmässig ist, sagt ja über die Ursachen eben dieses Vorganges nicht das Geringste aus; der Nachweis der Zweckmässigkeit ist keine Erklärung. Mag man uns also noch so deutlich beweisen, dass die Anordnung der Blätter nach den Divergenzen der Hauptreihe für die Raum- und Lichtausnutzung die denkbar zweckmässigste ist, so wird uns damit das Zustandekommen eben dieser Anordnung auch nicht im allergeringsten verständlicher. Ein Beispiel aus ganz anderem Gebiete möge das verdeutlichen. Gewiss ist es aus bekannten Gründen zweckmässig, dass in den Zellen der Blüthenblätter z. B. von manchen *Linaria*-Arten rother Zellsaft gebildet wird. Diese Thatsache aber klärt uns durchaus noch nicht darüber auf, warum und wie der rothe Zellsaft zu Stande kommt. Das beruht zunächst darauf, dass in dem Plasma der betreffenden Zellen gewisse Vorgänge und Veränderungen stattfinden, die schliesslich die Bildung des rothen Zellsaftes im Gefolge haben. Was diese Vorgänge nun auslöst, ist, wie wir in diesem Falle wissen, nicht die Zweckmässigkeit der rothen Blüthenfarbe hinsichtlich der Befruchtungschancen der Blüthe, sondern das Licht. Und so vermag uns auch bei der Blattstellungsfrage die hier und da nachweisbare Zweckmässigkeit einer bestimmten Blattanordnung über die Ursachen ihres Zustandekommens nichts auszusagen. Die sind vielmehr erst zu erforschen. Es „darf nie vergessen werden, dass Zweckideen erst auf Grund der realisirten Vorgänge im Geiste des ausserhalb stehenden Beobachters geschaffen werden und nicht die Ursachen des Geschehens und Gestaltens sind und sein können. In allen Fällen verbleibt.. die Aufgabe, die causale Verkettung desjenigen Waltens und Schaffens aufzudecken, das unter den gegebenen Dispositionen und Verhältnissen zu dem beobachteten Endziele führt" (Pfeffer, 897, p. 8). —

Nur der Vollständigkeit wegen sei noch auf die längst als unrichtig erkannte Theorie von Lestiboudois (848) hingewiesen, wonach zwischen Blattstellung und Gefässbündelverlauf ein causaler Zusammenhang bestehen soll, derart, dass die Gefässe als Primäres durch fortlaufende Verzweigung der ursprünglichen Stränge die Entstehung der Blätter veranlassen. Schon Hanstein (858) wies aus anatomischen Gründen die Unhaltbarkeit dieser Vorstellung

nach, und in jüngster Zeit wurde durch eingehende anatomische (Lignier 890, Grélot 897) und experimentelle (Jost 893) Untersuchungen dargethan, dass die wachsenden Blätter es sind, welche die Bildung der Gefässbündel veranlassen, nicht aber umgekehrt diese das Entstehen jener.

Wenn wir zum Schlusse einen kurzen Rückblick auf unsere Untersuchungen werfen, so müssen wir constatiren, dass keine der besprochenen Theorien, weder die Anschluss-, noch die Drucktheorie noch auch die teleologischen Theorien eine einwandfreie Lösung des Blattstellungsproblems liefern konnten. Keiner ist es gelungen, die Ursachen ausfindig zu machen, welche den Entstehungsort eines neuen Blattes bedingen.

Was aber an ihre Stelle setzen? Wir wissen es nicht und sind der Ueberzeugung, dass das Problem der Blattstellung für uns überhaupt noch nicht lösbar ist. Offenbar ist die Organbildung am Scheitel ein ausserordentlich complicirter Vorgang, der sich unter Abhängigkeit von einer ganzen Reihe verschiedenartiger Factoren abspielt, über deren Art und Wirkungsweise wir so gut wie nichts aussagen können. Jedenfalls müssen wir mit Raciborski (894 II, p. 107) jede Theorie der Blattstellungen für verfehlt halten, welche die Vorgänge im Innern der wachsenden Sprossspitze nicht in Betracht zieht. Aber nicht diese Vorgänge allein sind zu beachten. Wie bei jedem anderen Vorgange der Gestaltung müssen für die Anlage neuer seitlicher Organe drei Momente als massgebend berücksichtigt werden: erbliche Anlage, innere Correlationen, und äussere Einwirkung. Aufgabe des zweiten Theiles dieser Arbeit wird es sein, die Prüfung des Einflusses dieser drei Momente zu beginnen.

Tübingen, Botanisches Institut. November 1900.

Während der Correctur erhalte ich Schwendener's neuesten Beitrag zur Blattstellungslehre[1]). Er handelt im wesentlichen von den secundären Verschiebungen, fällt also nicht in den Rahmen

1) S. Schwendener, D. Divergenzänderungen an d. Blüthenköpfchen d. Sonnenblumen im Verlaufe ihrer Entwickelung. Sitz.-Ber. d. preuss. Akad. d. Wiss., Bd. 47, 1900, p. 1042.



dieser Arbeit. Doch möchte ich auf eine Aeusserung Schwendener's in den „Schlussbemerkungen“ eingehen (l. c. p. 1059): „Mir scheint überhaupt die Vorstellung, als ob auch die Anordnung der seitlichen Organe einem bestimmten, zum Voraus gegebenen Bauplane entspreche, mehr aus einer gewissen Stimmung des Gemüthes als aus verstandesscharfer Ueberlegung zu entspringen. Es giebt nun einmal Naturen, denen jede mechanische Analyse von Lebensvorgängen unsympathisch ist, während sie im Glauben an geheimnissvolle innere Kräfte, an eine den Pflanzen immanente letzte Eigenschaft, an ewige Ideen und dergl. ihre volle Befriedigung finden. Meine eigenen Empfindungen sind entgegengesetzter Art. Jede wirkliche Einsicht in die Causalverhältnisse, welche einem beliebigen Vorgang zu Grunde liegen, steht in meinen Augen sehr viel höher als dunkle Worte mit naturphilosophischem Beigeschmack.“

Auch ich habe auf „innere Gründe“ zur Erklärung der Blattstellungen zurückgegriffen, möchte mich aber von vorneherein gegen die Auffassung verwahren, als sei dies ein Gefallen an Worten „naturphilosophischen Beigeschmackes“ und der Verzicht auf eine mechanische Analyse dieser Gestaltungsvorgänge. Eine solche würde auch uns ganz erheblich höher stehen als dunkle Worte. Wenn wir aber den Sitz der Kräfte, die über den Ort neuer Organe am Scheitel entscheiden, theilweise ins Innere des Scheitels selbst verlegen und demgemäss von „inneren Kräften“ reden, so vermag ich darin weder etwas Mystisches zu finden noch auch etwas, was einer verstandesscharfen Ueberlegung widerspräche. Ich erblicke darin nur den Ausdruck der Thatsache, dass, wie eine eingehende Prüfung ergab, die zur mechanischen Analyse der Blattstellungen herangezogenen äuusseren Factoren sich als unwirksam oder nicht ausreichend erwiesen. Wenn wir nun auch über diese inneren Kräfte noch herzlich wenig aussagen können, so sind wir doch weit entfernt, sie uns etwa als „ewige Ideen“ und ihre Wirkungsweise als „geheimnissvoll“ vorzustellen. Weiteres darüber im 2. Theile.

Tübingen, December 1900.

Literatur-Verzeichniss.

H. Airy (874), On Leaf-Arrangement. Communicated by Ch. Darwin. Proceedings of the Royal Society, Bd. 22, 1874, p. 298.

G. Balicka-Iwanowska (897), Die Morphologie des *Thelygonum cynocrambe*. Flora 1897, Bd. 83, p. 357.

M. W. Beijerinck (886), Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886.

G. Berthold (882), Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botan, Bd. XIII, 1882, p. 569.

— (883), Ueber Spiralstellungen bei Florideen. Botan. Zeitung, Bd. 41, 1883, p. 729.

A. Braun (831), Vergleich. Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen. Nova Acta Leop.-Carol., Bd. 15, 1831.

— (867), Ueber Schweinfurthia. Berichte d. k. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1866, p. 857. — Citirt nach dem Abdruck Botan. Zeitung, Bd. 25, 1867, p. 206 und 212.

C. de Candolle (881), Considérations sur l'étude de la phyllotaxie. Genf, Basel, Lyon 1881

L. J. Čelakovský (894), Ueber Doppelblätter bei *Lonicera periclymenum* L. und deren Bedeutung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 1.

— (899), Ueber achtzählige Cyklen pentamer veranlagter Blüthen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIII, 1899, p. 368.

D. Clos (885), De la partition des axes et des causes modif. de la position prim. des feuilles. Mém. de l'Acad. des sciences, inscript. et belles-lettres de Toulouse, Bd. 2, 1885.

C. Correns (899), Ueber Scheitelwachsthum, Blattstellung u. Astanlagen d. Laubmoosstämmchens. Festschrift für Schwendener. Berlin 1899, p. 385.

C. Cramer (864), Unters. über d. Ceramiaceen. Nouv. Mém. de la Soc. helvétique des sciences natur. Bd. 20, 1864.

F. Delpino (883), Teoria generale della Fillotassi. Atti della R. Università di Genova, Bd. 4, Theil 2. Genua 1883.

— (892), Esposizione di una nuova Teoria della Fillotassi. Atti d. congresso bot. internaz. di Genova 1892. Genua 1893, p. 213.

H. Dingler (897), Die Vorgänge bei der sogen. Braun'schen Zwangsdrehung. Flora, Bd. 84, 1897, p. 249.

O. Drude (873), Die Biologie v. *Monotropa Hypopitys* L. und *Neottia Nidus avis* L. Göttingen 1873.

A. W. Eichler (875), Blüthendiagramme. Leipzig, Bd. 1, 1875, Bd. 2, 1878.

A. Engler (884), Beiträge z. Kenntniss d. *Araceae*. V. Englers botan. Jahrb., Bd. V, 1884, p. 141 u. 287.

— (890), *Zygophyllaceae* in Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 3. Theil, 4. Abth., 1896, p. 74.

— (894), *Urticaceae* in Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 3. Theil, 1. Abth., 1894, p. 99.

E. Fleischer (874), Beiträge z. Embryologie d. Monokotylen u. Dikotylen. Flora, Bd. 57, 1874, p. 369.

M. Franke (896), Beiträge z. Morphologie u. Entwickelungsgeschichte d. Stellaten. Botan. Zeitung, Bd. 54, 1896, p. 33, 1. Abth.

Th. Geyler (866), Zur Kenntniss d. Sphacelarieen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. IV, 1866, p. 479.

— (867), Ueber d. Gefässbündelverlauf in d. Laubblattregionen d. Coniferen. Jahrb. f. wiss. Botan, Bd. VI, 1867, p. 55.

K. Goebel (880), Ueber die Verzweigung dorsiventaler Sprosse. Arb. d. botan. Instit. in Würzburg, Bd. 2 (1882), Heft 3, 1880, p. 353.

— (898), Organographie d. Pflanzen. I. Theil, Jena 1898.

— (900), Organographie d. Pflanzen. II. Theil, 2. Heft, Jena 1900.

M. Golenkin (896), Beiträge z. Kenntniss d. Urticaceen und Moraceen. Bull de la Soc. Imp. des naturalistes de Moscou. Neue Serie, Bd. 10, 1896, p. 1.

P. Grélot (897), Sur le système libéroligneux floral. Ann. des sciences natur. 8. sér. Botanique. Bd 5, 1897, p. 113.

J. Hanstein (858), Ueber d. Zusammenhang d. Blattstellung mit d. Bau des dikotylen Holzringes. Jahrb. f. wiss Botan., Bd. I, 1858, p. 233.

— (882), Beiträge zur allgemeinen Morphologie d. Pflanzen. Bonn 1882.

W. Hofmeister (868), Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.

E. Jacobasch (900), Ueber die Ursache der vermehrten Anzahl der Laubblätter in einem Quirl. Deutsche botan. Monatsschrift, Bd. 18, 1900, p. 135.

L. Jost (893), Ueber Beziehungen zw. der Blattentwickelung und der Gefässbildung in der Pflanze. Botan. Zeitung, Bd. 51, 1893, I. Abth., p. 89.

— (899), Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Botan. Zeitung, Bd. 57, 1899, I. Abth., p. 193.

A. Kerner von Marilaun (896), Pflanzenleben. 2. Aufl., Bd. 1. Leipzig 1896.

J. Klein (892), Untersuchungen über Bildungsabweichungen an Blättern. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, 1892, p. 425.

L. Koch (893), Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Jahrb. f. wiss. Botan, Bd. XXV, 1893, p. 380.

L. Kolderup-Rosenvinge (883), Ueber *Polysiphonia*. Vorl. Mittheilung. Bot. Centralbl., Bd. 16, 1883, p 222.

— (884), Bidrag til Polysiphonia's Morfologi. Botanisk Tidsskrift, Bd. 14, 1884, p. 11.

— (888), Sur la disposition des feuilles chez les Polysiphonia. Botanisk Tidsskrift, Bd. 17, 1888, p. 1.

Th. Lestiboudois (848), Phyllotaxie anatomique. Ann. des sciences nat. 3. sér., Bd. 10, 1848, p 15.

O. Lignier (890), De l'influence que l. symmétrie d. l. tige exerce sur l. distribution, le parcours et les contacts d. ses faisceaux libéroligneux. Bull de la Soc. Linnéenne de Normandie. 4. sér., Bd. 3, 1890.

L. Marchand (864), Recherches organogr. et organogén. sur le Coffea arabica. Paris 1864.

F. Muth (899), Zur Entwickelungsgesch. d. Scrophulariaceen-Blüthe. Fünfstück's Beitrag z. wiss. Botan., Bd. 3, 1899, p. 248.

O. Penzig (890), Pflanzen-Teratologie. Genua. 1. Bd. 1890, 2. Bd. 1894.

O. G. Petersen (896), *Vochysiaceae* in Engler-Prantl, Die natürliche Pflanzenfam. 3. Theil, 4. Abth. 1896, p. 312.

W. Pfeffer (897), Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Bd. 1. Leipzig 1897.

V. A. Poulsen (893), *Cynocrambaceae* in Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 3. Theil, Abth. 1 a, 1893, p. 121.

M. Raciborski (894 I), Die Morphologie der Nymphaeaceen und Cabombeen. Flora, Bd. 78, 1894, p. 244.

— (894 II), Beiträge z. Kenntniss d. Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora, Bd. 79, 1894, p. 92.

— (900), Ueber die Verzweigung. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. 2 sér., Bd. 2. 1900, p. 1.

R. Racine (889), Zur Kenntniss der Blüthenentwicklung u. des Gefässbündelverlaufs der Loasaceen. Diss. Rostock 1889.

B. Rosenplenter (890), Ueber das Zustandekommen spiraliger Blattstellungen bei dikotylen Keimlingen. Diss. Berlin 1890.

J. Sachs (887), Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887.

— (898), Physiologische Notizen. Hrsg. v. Goebel. Marburg 1898.

K. Schumann (889), Blüthenmorpholog. Studien. Jahrb. f. wiss. Botan, Bd. XX, 1889, p. 349.

— (890), Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss. Leipzig 1890.

— (892), Morpholog. Studien. Heft I. Leipzig 1892,

— (894), Die Untersuchungen des Herrn Raciborski über die Nymphaeceen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. XII, 1894, p. 173.

— (899), Morpholog. Studien. Heft II. Leipzig 1899.

S. Schwendener (878), Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

— (880; 898 I), Ueber Spiralstellungen bei Florideen. — Wie die folgenden Abhandlungen S.'s bis 1898, citirt nach d. Gesammelten botan. Mittheilungen von S. Schwendener, Bd. 1. Berlin 1898, p. 93.

— (883; 898 I), Zur Theorie der Blattstellungen. G. b. M., Bd. 1, p. 105.

— (885; 898 I), Ueber Scheitelwachsthum u. Blattstellungen. G. b. M., Bd. 1, p. 143.

— (894; 898 I), Zur Kenntniss der Blattstellungen in gewundenen Zeilen G. b. M., Bd. 1, p. 163.

— (895; 898 I), Die jüngsten Entwickelungsstadien seitl. Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. G. b. M., Bd. 1, p. 184.

— (899), Ueber die Contactverhältnisse der jüngsten Blattanlagen bei *Linaria spuria*. Sitz.-Ber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1899, p. 94.

O. zur Strassen (898), Das Wesen der thierischen Formbildung. Verhandl. der deutschen zoolog. Gesellsch. 1898, p. 143.

van Tieghem (896), Sur l. deux sortes de ramification verticillée isotique chez l. êtres vivants. Ann. d. sciences natur. 8. sér. Bd. 2, 1896, p. 351.

H. Vöchting (894), Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 438.

— (898), Ueber Blüthen-Anomalien. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 391.

H. de Vries (892), Monographie d. Zwangsdrehungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIII, 1892, p. 13.

R. Wagner (895), Die Morphologie d. *Limnanthemum nymphaeoides* (L.) Lk. Botan. Zeitung, Bd. 53, 1895, p. 189 (1. Abth.).

O. Warburg (897), Monographie d. Myristicaceen. Halle 1887.

E. Warming (896), Disposition d. feuilles de l'Euphorbia buxifolia Lam. Bull. de l'Acad. roy. des sciences et d. lettres de Danemark 1896, p. 326.

H. A. Weddell (856), Monographie de la famille d. Urticées. Arch. du Museum d'histoire natur. Bd. 9, 1856, p. 1.

A. Weisse (889), Beiträge z. mechan. Theorie d. Blattstellungen an Axillarknospen. Flora, Bd. 72, 1889, p. 114.

— (891), Ueber die Wendung der Blattspirale und die sie bedingenden Druckverhältnisse an d. Axillarknospen der Coniferen. Flora, Bd. 74, 1891, p. 58.

— (894), Neue Beiträge z. mechan. Blattstellungslehre. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 236.

— (899), Ueber Veränderung d. Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 17, 1899, p. 343.

X. Wetterwald (889), Blatt- und Sprossbildung bei Euphorbien und Cacteen. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol., Bd. 53, 1889, p. 381.

J. Wiesner (875), Bemerkungen über rationale und irrationale Divergenzen. Flora, Bd. 58, 1875, p. 113 u. 139.

Chauncey Wright (871), The Uses and Origin of the Arrangements of Leaves in Plants. Communic. 1871. Mem. of the Americ. Acad. of Arts a. Sciences. New Ser., Bd. 9, Theil II. Cambridge 1873, p. 379.

O. E. Zerlang (889), Entwickelungsgeschichtl. Untersuchungen über d. Florideen-Gattungen *Wrangelia* und *Naccaria*. Flora, Bd. 72, 1889, p. 371.

Figuren-Erklärung.

Die Figuren wurden, soweit es nicht anders bemerkt wurde, mit Zeiss Obj. 16 Apochr. und Compensationsocular 4 gezeichnet, Zeichnungsebene in Tischhöhe, Abbe-scher Apparat. Die mit * bezeichneten Figuren wurden vom Lithographen auf $^1/_2$ verkleinert.

Tafel I.

Fig. 1. *Nuphar luteum.* Scheitel eines Rhizoms. Die zwischen den älteren Blättern befindlichen Haare sind nicht mitgezeichnet. Obj. a*, Oc. 4.

Fig. 2. *Linaria macedonica*, Keimpflanze.

Fig. 3. *Linaria purpurea.* Scheitel eines Erneuerungssprosses.

*Fig. 4. *Linaria purpurea.* Scheitel eines Erneuerungssprosses, der unvermittelt von der Bildung dreigliedriger Quirle zu der sechszähliger übergegangen ist.

*Fig. 5. *Linaria littoralis.* Uebergang von decussirter zu spiraliger Stellung. Keimling.

*Fig. 6. *Linaria littoralis.* Späteres Stadium von Fig. 5.

*Fig. 7. *Linaria repens.* Uebergang zur Spiralstellung. Keimpflanze.

*Fig. 8. *Linaria maroccana.* Uebergang zur Spiralstellung. Seitenzweig.

*Fig. 9. *Antirrhinum majus.* Uebergang zur Spiralstellung.

Fig. 10. *Antirrhinum assurgens.* Uebergang von decussirter zu dreigliedrig-wirteliger Stellung.

Tafel II.

*Fig. 11. *Antirrhinum numidicum.*

*Fig. 12. *Canarina campanula.* Scheitel eines decussirt beblätterten Zweiges. Querschnitt.

*Fig. 13. *Canarina campanula.* Längsschnitt eines decussirt beblätterten Sprosses.

*Fig. 14. *Canarina campanula.* Scheitel eines Zweiges mit dreigliedrigen Quirlen.

*Fig. 15. *Jonidium polygalaefolium.* I I, II II, III III die aufeinanderfolgenden Blattpaare, N_1 N_1, N_2 N_2 die dazugehörigen Nebenblätter.

*Fig. 16. *Piddingtonia nummularia.*

Fig. 17. Scheitel von *Hippuris vulgaris.* Reproduktion von Schwendener's Fig. 5, Taf. X (898 I). Die Neubildungszone ist von mir schrafflrt. Vergr. 125.

Fig. 18. *Linaria purpurea.* Uebergang von zweigliedrigen zu dreigliedrigen Quirlen.

Fig. 19. *Linaria purpurea.* Früheres Stadium von Fig. 18.

Fig. 20. *Linaria purpurea.* Wie vorhergehende Figur.

Fig. 21. *Antirrhinum majus.* Seitenspross. Uebergang von decussirter zu dreigliedrig wirteliger Stellung.

Tafel III.

*Fig. 22. *Fuchsia conica.* Uebergang von vierzähligen zu dreizähligen Quirlen durch Ausfall eines Gliedes.

Fig. 23. *Crassula lycopodioides.* Scheitel eines Sprosses mit dreigliedrigen Wirteln.

Fig. 24. *Crassula lycopodioides.* Wie vorhergehende Figur.

Fig. 25. *Erica mamosa.* Normale Achselknospe.

Fig. 26. *Erica mamosa.* Achselknospe eines Doppelblattes.

Fig. 27—33 *Linaria purpurea.* Scheitel mit 4—6 gliedrigen Quirlen.

*Fig. 34. *Deutzia crenulata.* Achselknospe eines wagerechten Seitentriebes. Das Tragblatt ist etwas schief inserirt, trotzdem regelmässige decussirte Blattstellung.

*Fig. 35. *Helianthus annuus.* Scheitel eines gepressten Keimlings. Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Druckes. Ocular 4, Obj. a*.

Tafel IV.

*Fig. 36. *Antirrhinum majus.* Achselknospe. Uebergang von wirteliger zu decussirter Stellung. V V die Vorblätter.

*Fig. 37. *Thelygonum cynocrambe.* Keimling. C S die Cotyledonarscheite, I I das erste Blattpaar, N_1 N_1 die dazugehörigen Nebenblätter.

*Fig. 38. *Thelygonum cynocrambe.* Das auf Fig. 37 folgende Stadium. C-CN-C-CN_1 die aus den Kotyledonen und deren Nebenblättern gebildete Scheide. I I, II II die Blattpaare, N_1 N_1, N_2 N_2 die Nebenblätter.

Fig. 39. *Thelygonum cynocrambe* Das auf Fig. 38 folgende Stadium. Uebergang zur $^1/_4$-Spirale der Blüthenregion. II II das zweite Blattpaar nach den Kotyledonen (entspricht II II in der vorhergehenden Figur). N_2 N_2 die dazugehörenden Stipeln. III das erste Blatt der $^1/_4$-Spirale, N_3 N_3 seine Nebenblätter. Bl_1 Bl_1 die ihm opponirt stehenden Blüthen. IV das zweite Blatt der Spirale mit seinen Stipeln N_4 N_4 und den Blüthen Bl_2 Bl_2.

Fig. 40. *Pellionia daveauana.* 1 das verkümmernde Blatt eines Quirles mit seinem Nebenblatte N_1. N_I Nebenblatt des anderen in der Figur nicht sichtbaren Blattes dieses Quirles. II grosses Blatt des nächsten Quirles, N_{II} sein Nebenblatt,

2 das dazugehörige verkümmernde Blatt, N_2 dessen Nebenblatt. III grosses, und 3 verkümmerndes Blatt des jüngsten Quirles.

Fig. 41. *Pellionia daveauana*. Sprossstück. a a die verkümmernden Blätter mit ihren Nebenblättern N_a N_a.

Fig. 42. Schematische Figur, die zeigt, dass man Körper von ganz verschiedener relativer Grösse in gleiche Lagebezeichnungen zueinander bringen kann, wenn sie nicht in Contact miteinander stehen. Die Kreise stellen viergliedrige Quirle auf abgerollter Cylinderfläche dar. Unten sind die Kreise gleich gross, und es besteht Contact. Nach oben zu ist die (absolute und relative) Grösse eines jeden Kreises anders geworden, das Stellungsverhältniss aber dasselbe geblieben.

Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen.

Von

Bohumil Němec.

Mit 36 Textfiguren.

Die Frage, wie die Schwerkraft den geotropischen Reiz in der Pflanze auszulösen im Stande ist, konnte erst dann klar präcisirt werden, nachdem man Dutrochet's Auffassung, die geotropischen Reactionen seien Vorgänge, welche die Pflanze activ als Antwort auf den äusseren Angriff der Schwerkraft ausführt, bestätigt hatte. Frank, Ciesielski, Sachs, Darwin und die neueren Verfasser haben das thatsächliche Material geliefert, auf dessen Grund man überhaupt diese Frage discutiren konnte. Und es gebührt bekanntlich Noll das Verdienst, die verschiedenen Möglichkeiten in dieser Beziehung aufgestellt und kritisch gesichtet zu haben.

Noll[1]) hat zunächst in Erwägung dessen, dass die Centrifugalkraft, bei welcher lediglich Massenbeschleunigung in Betracht kommt, gerade so auf die Pflanzen einwirkt, wie die Schwerkraft, den wichtigen Schluss gezogen, dass bei dem Schwerkraftreiz die Massenbeschleunigung an sich, mit anderen Worten das Gewicht das Maassgebende ist. Im weiteren giebt er das Princip an, nach welchem ein thierisches Sinnesorgan für die Empfindung der Gravitationswirkung gebaut sein könnte. Es ist dies das bei zahlreichen wasserbewohnenden Thieren vorkommende „Gehörorgan" (Otocyste), welches Engelmann auf Grund verschiedener älterer Beobachtungen für ein Organ erklärt hatte, das die Regulirung zur Gravitationswirkung ermöglicht. Diese Organe stellen meist geschlossene hohle Kugeln vor, deren Wandung von einem sensiblen Epithel, das meist mit verschiedenen Sinneshaaren versehen

---

1) F. Noll, Heterogene Induction, Leipzig 1892, p. 41 u. f.

ist, gebildet wird, und mit einer Flüssigkeit gefüllt sind. In derselben befindet sich ein freies, specifisch schwereres Körperchen, das durch seinen Druck auf die Sinneshaare (oder überhaupt auf die Sinneszellen) einen Reiz hervorruft. Wenn nun die Sinneshaare local zur Perception eines differenzirten Berührungsreizes befähigt sind, so kann sich das Thier durch die jeweilige Qualität des Berührungsreizes zur Schwerkraftrichtung orientiren.

Bei einem solchen Organ spielt das Gewicht die maassgebende Rolle, und ein specifisch schwereres (oder leichteres) Körperchen, das sich in einer Flüssigkeit befindet und durch seinen Druck in einem zur Körperachse fix orientirten sensiblen Plasma den Reiz hervorzurufen im Stande ist, ist dabei Hauptbestandtheil der Vorrichtung.

Eine solche Vorrichtung könnte auch bei den Pflanzen vorhanden sein. Noll hat da noch auf eine andere mögliche Structur hingewiesen, welche in Diensten der Perception des geotropischen Reizes stehen könnte. Es ist dies eine Gewölbestructur, wobei das Gewölbe aus gleichartigen Elementen (Zellen) zusammengesetzt ist, in welchem durch seine verschiedene Orientirung zur Schwerkraftrichtung eine verschiedene Wirkung hervorgerufen wird. Doch erscheint Noll im Hinblick auf das Verhalten der homalotropen und plagiotropen Pflanzentheile die Annahme ausgeschlossen, dass eine solche gewölbeartige Structur der geotropischen Reizstructur zu Grunde liege. Es scheint ihm vielmehr, dass zur Ermöglichung der bei plagiotropen und homalotropen Organen stattfindenden Reizvorgänge wirklich specifisch schwerere Theile mitwirken müssten (l. c. p. 45).

Eine wesentlich andere Meinung vertritt Czapek[1]. Zwar ist auch dieser Forscher überzeugt, dass die Schwerkraft durch Massenbeschleunigung den geotropischen Reiz hervorbringt. Jedoch wird nach Czapek die geotropische Perception durch das Gewicht, nämlich durch den Druck, den Zellreihen, Zelllagen oder Zellen aufeinander ausüben, ermöglicht. Die Organen sind nun für Druckdifferenzen der gegenüberliegenden Flanken empfindlich, und diese Empfindlichkeit ermöglicht die Perception der Schwerkraftrichtung, welche zur eventuellen Reaction führt.

1) F. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII.

Czapek's Auffassung wurde nun von Noll[1]) eingehend theoretisch discutirt: durch specielle Experimente wurde gezeigt, dass ein künstlicher in den Organen eingeleiteter Druck keine Reaction auslöst, die mit der geotropischen Krümmung identisch wäre. Aus dem Verhalten der Windepflanzen sowie der diageotropischen Pflanzenorgane wird gefolgert, dass Czapek's Theorie von der Art der geotropischen Perception nicht richtig sein kann. Noll bleibt bei seinen schon in der „Heterogenen Induction“ ausgesprochenen Aeusserungen über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Da ihm jedoch keine sichtbaren Erscheinungen bei den Pflanzen bekannt sind, die eine Empfangsvorrichtung für den geotropischen Richtungsreiz vorstellen könnten, greift er zu centrosphärenartigen Organen[2]), also zu kugelförmigen, mit einer Flüssigkeit erfüllten Gebilden, in denen das Centrosoma durch einen Druck auf die Wandung der Centrosphäre die Perception der Schwerkraftrichtung ermöglichen würde. Die Wandung der Centrosphäre müsste dabei natürlich für die Druckrichtung des Centrosoms local verschieden empfindlich sein. Dieser Sinnesapparat müsste eine fixe Orientirung zur Organachse besitzen. Es ist nicht nöthig, dass dieser Apparat sichtbare Dimensionen erreicht.

Ein Organ, welches nach dem Princip der thierischen Statocysten gebaut ist, ist unzweifelhaft die denkbar untrüglichste und relativ einfachste Vorrichtung zur Perception der Schwerkraftrichtung. Noll hat mehrmals in seiner Abhandlung[3]) darauf hingewiesen, dass „die Pflanze, wenn sie ihren Geotropismus von Druckdifferenzen abhängig gemacht hätte, theils durch die Mannigfaltigkeit anderweiter, Druck bewirkender Einflüsse in der Orientirung irre geführt werden müsste, theils aber, wie durch den Auftrieb unter Wasser, ihre geotropische Orientirung mehr oder minder einbüssen oder gar umkehren würde. Greift die Schwere maassgebend innerhalb einer im Plasma zu denkenden reizbaren Structur an, so werden alle diese Störungen nicht eintreten können“ . . . . Von vorneherein ist klar, dass bei den Pflanzen die Organe, welche für die Perception des geotropischen Reizes bestimmt sind, nur im letzten Princip mit den thierischen analogen

1) F. Noll, Ueber Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV.

2) l. c., p. 502 ff.

3) l. c., p. 482.

Organen übereinstimmen werden. Ein solches Organ fordert zunächst ein fix zur Organachse orientirtes sensibles Plasma. Ein solches kann man nach unseren bisherigen Kenntnissen nur in der äusseren plasmatischen Hautschicht suchen, die nicht nur in hautumkleideten Zellen unbeweglich ist, sondern auch, wie Noll zuerst erkannt hat, in Diensten der Reizperception steht. Es wäre nun denkbar, dass sich die specifisch schwereren Körperchen, die den zweiten Hauptbestandtheil des Organes bilden, im Zellinneren befänden und durch ihren Druck auf die jeweilig physikalisch untere plasmatische Hautschicht die Perception des geotropischen Reizes ermöglichten[1]). Dass derartige Körperchen thatsächlich im Inneren der Pflanzenzellen vorkommen, ist schon seit einer langen Zeit bekannt, sie wurden jedoch nie in Beziehung zur Perception der Schwerkraftrichtung gebracht.

Man findet hie und da bei älteren Pflanzenanatomen Abbildungen, welche beweisen, dass sie Ansammlungen von Chlorophyllkörpern mit Stärkekörnern in dem physikalisch unteren Theile der Zellen beobachteten. Klar hat dies jedoch zuerst Dehnecke[2]) erkannt, der hervorgehoben hat, dass in verschiedenen Pflanzentheilen die Stärkekörner in ihrer Lage dem directen Einfluss der Schwerkraft unterliegen, sodass sie häufig an der physikalisch unteren Zellwand angesammelt sind.

Schimper[3]) bemerkt über die von Dehnecke beobachtete Wirkung der Schwerkraft auf die Anordnung der stärkeführenden Chlorophyllkörner der Stärkestrasse, dass dieselbe eine rein passive Bewegung ist, welche mit Reizerscheinungen nichts zu thun hat; „sobald die Chlorophyllkörner sich ihrer schweren Stärkeeinschlüsse entledigt haben, vertheilen sie sich, ganz unabhängig von der Schwere, im ganzen Protoplasmakörper der Zelle.“

Heine[4]) bestätigt Dehnecke's Angaben, nach denen in gewissen Pflanzentheilen in der Stärkescheide die Körnchen stets auf der Unterseite der einzelnen Zellen liegen und durch Lageveränderung des betreffenden Pflanzentheils mit Leichtigkeit in die Lage

1) Von demselben Gedanken ist Haberlandt (Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 18, 1900, p. 261 ff.) ausgegangen.

2) Dehnecke, Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörner, Botan. Ztg., 1880.

3) A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVI, 1885, p. 237.

4) Heine, Ueber die physiologische Function der Stärkescheide. Ber. d. deutsch. botan. Ges., Bd. 3, 1885.

gebracht werden können, die der Einwirkung der Schwere entspricht: nach kurzer Zeit sammeln sie sich stets in der am tiefsten gelegenen Region der einzelnen Zellen an. „Der Zellkern in den Stärkezellen zeigte beim Mais überhaupt keine bestimmte Orientirung, bei *Phaseolus* dagegen befand er sich bei normaler Stellung der Pflanzen fast ausnahmslos an der physikalischen Oberseite der Zellen, meist in der nach innen gekehrten Ecke; er ist hier negativ geotaktisch.“

Heine's Arbeit fand wenig Berücksichtigung, besonders die bei *Phaseolus* gemachte Beobachtung, dass der Zellkern negativ geotaktisch ist, welche Angabe sicher ein grosses Interesse hat. Von weiteren Angaben will ich noch diejenigen von Rosen[1]) anführen. Dieser Verfasser hat an den Wurzeln von *Hyacinthus* beobachtet, dass in ihrer Haube reichlich in gewissen Zellen Stärkekörner vorkommen. Dieselben sind immer im physikalisch unteren Theile der Zellen angehäuft, woraus zu folgern ist, dass sie das Protoplasma nicht zu tragen vermag. Eine Angabe bezieht sich jedoch auch auf Krystalle. Nestler[2]) bemerkt nämlich beiläufig in seiner Arbeit über die traumatropen Bewegungen des Zellkernes und des Protoplasmas, dass nach Molisch's Beobachtungen manche kleine, im Plasma eingebettete Krystalle in ihrer Lage direct von der Schwerkraft beeinflusst werden.

Eigene Beobachtungen haben mich zur Erkenntniss gebracht, dass Zellen mit Körperchen, die sich wie specifisch schwerere oder leichtere in einer Flüssigkeit befindliche Körper verhalten, im Pflanzenreiche sehr verbreitet sind. Aeltere Untersuchungen über Gehörorgane niederer Thiere, besonders der Crustaceen, haben in mir den Gedanken erweckt, dass hier Vorrichtungen, welche die Perception der Schwerkraftrichtung ermöglichen, vorliegen könnten. Nachdem die Richtigkeit dieses Gedankens durch vergleichend-topographische und experimentelle Untersuchungen bestätigt wurde, habe ich denselben in Bezug auf Wurzeln vorläufig erwähnt[3]),

---

1) F. Rosen, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen, III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 7, 1896, p. 242 ff.

2) A. Nestler, Ueber die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitzungsber. d. Kais. Akad., I, Wien 1898, p. 710.

3) B. Němec, Die reizleitenden Structuren bei den Pflanzen. Biol. Centralbl., Bd. 20, 1900.

sodann eine zusammenfassende vorläufige Mittheilung erscheinen lassen[1]). Zur selben Zeit beschäftigte sich mit dem Problem der Perception des Schwerkraftreizes Haberlandt und veröffentlichte eine vorläufige Mittheilung in demselben Hefte der Berichte, in dem meine Mittheilung erschienen ist. Die vorliegende Mittheilung ist der erste Theil meiner definitiven Arbeit. Weil bei manchen Organen die Verhältnisse zu complicirt sind, und ihre Klarlegung eines grossen Raumes bedarf, beschränkte ich mich in diesem Theile meist auf die Wurzeln und die Plumula einiger Graskeimlinge, da hier die Verhältnisse ziemlich anschaulich und einfach liegen.

Es handelt sich zunächst um die Klarlegung der Verhältnisse, welche die Zellen, die wie specifisch schwerere oder leichtere sich verhaltende Körperchen enthalten, an sich aufweisen, weiter um ihre Vertheilung und Lage in den Pflanzenorganen selbst, schliesslich um den Beweis, dass diese Zellen thatsächlich die Perception des Schwerkraftreizes ermöglichen. Da jedoch die Frage sehr wichtig ist, an welcher Stelle der Organe der Reiz percipirt wird, um dann hier die eventuellen Vorrichtungen suchen zu können, so muss auch diese Frage in den Bereich unserer Untersuchungen gezogen werden. Zunächst sollen Angaben über typische Wurzeln angeführt werden.

I. Die Lage der geotropisch empfindlichen Zone in den typischen Wurzelspitzen.

Darwin war bekanntlich der erste, welcher aus Ciesielski's und seinen eigenen Untersuchungen den wichtigen Schluss gezogen hat, dass bei verschiedenen Pflanzen die Spitze des Würzelchens allein für Geotropismus empfindlich ist, und dass, wenn sie in dieser Weise gereizt wird, sie es verursacht, dass die benachbarten Theile sich biegen[2]). Darwin's Auffassung und Schlussfolgerung wurde nur theilweise angenommen, die meisten Forscher haben dieselbe abgewiesen und Rothert[3]) ist in seiner kritischen Ueber-

1) B. Němec, Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 18, H. 6, 1900.

2) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, übers. von J. V. Carus, Stuttgart, p. 464 ff.

3) W. Rothert, Die Streitfrage über die Function der Wurzelspitze. Eine kritische Literaturstudie. Flora, 1894, Ergbd.

sicht der Lage dieser Frage zum Resultat gekommen, dass die vorliegenden Thatsachen keinen solchen Schluss gestatten, wie ihn Darwin gezogen hat. Czapek hat sodann durch die bekannten sinnreichen Versuche mit Glasströmpfchen die Richtigkeit der Darwin'schen Meinung beweisen wollen. Wachtel's[1]) Nachuntersuchungen konnten jedoch Czapek's Angaben nicht bestätigen. Mir schienen Czapek's Resultate nicht darum überzeugend zu sein, weil er den Thigmotropismus nicht in den Bereich seiner Erwägungen gezogen hat, der besonders bei den von ihm benutzten Pflanzenarten in der Wurzel gut entwickelt ist. Einen Druck muss nun das Glasströmpfchen auf die Wurzelspitzen ausüben, denn ihre Krümmung ist eine passive und ein Druck entsteht sowohl an der concaven Seite bei der scharfen rechtwinkeligen Krümmung, als auch an der äusseren (convexen) Seite an dem jüngsten Theil der Wurzelspitze. Dieser Druck muss noch durch den den Wurzelspitzen innewohnenden Autotropismus, der sich auch bei mechanisch gekrümmten Wurzeln nach Czapek's[2]) Untersuchungen geltend macht, gesteigert werden. Es ist nun leicht möglich, dass die Krümmungen, welche Czapek und dann Wachtel beobachtet haben, als thigmotropische anzusehen sind. Wäre wirklich die Wurzelspitze negativ und die Wachsthumszone positiv thigmotropisch, so liesse sich leicht erklären, dass ein der Wurzelspitze übergeschobenes Glasströmpfchen Krümmungen hervorbringt, wie solche Wachtel beobachtet hat. Dieselben kommen dann zu Stande, wenn der von der convexen Krümmung des Glasströmpfchen ausgeübte Druck schon die positiv thigmotropische Region betrifft. Wenn jedoch dieser Druck eine ebenfalls negativ thigmotropische Krümmung hervorruft, wie derjenige, welcher die Wurzelspitze selbst betrifft, so krümmt sich die Wurzel entweder überhaupt nicht, oder aber, wenn der an der convexen Seite der Wurzelspitze ausgeübte Druck grösser ist und einen stärkeren Reiz hervorbringt, krümmt sich die Wurzel so, wie es Czapek beschreibt. Ich will weitere diesbezügliche Möglichkeiten nicht aufzählen, da ich durch eigene Versuche mit Hauptwurzeln von *Vicia faba*, *Pisum sativum* und *Cucurbita melopepo* zur Ueberzeugung gekommen bin, dass die Wurzelspitzen dieser Pflanzen vorwiegend

1) M. Wachtel, Referat in Botan. Ztg. 1899, No. 15.

2) F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, p. 320 ff.

nur positiv thigmotropische Krümmungen ausführen und zwar auch dann, wenn der feste Körper die Spitze selbst einseitig berührt.

Die Versuche wurden so ausgeführt, dass winzige Tröpfchen von Gypsbrei an die Wurzel angebracht wurden. Dieselben haften der Wurzel einige Zeit gut an und wenn sie dann erhärten, üben sie auf die Wurzel einen Druck aus, der eine thigmotropische Reaction zur Folge haben kann. Von den so behandelten Wurzeln von *Vicia faba* zeigten wenigstens 80% nach 24 Stunden eine starke positiv thigmotropische Krümmung, und zwar sowohl diejenigen, welche mit dem Gypströpfchen direct an der Spitze, als auch die, welche mit demselben an der Wachsthumszone, 2—4 mm weit vom Vegetationspunkt entfernt, versehen wurden. Wird nun an einer Flanke der Wurzel am Vegetationspunkt selbst ein Gypströpfchen befestigt, ein anderes an der gegenüberliegenden Flanke, z. B. 2 mm vom Vegetationspunkt entfernt, so beobachtet man an der Wurzel nach mehreren Stunden eine Sförmige Krümmung, wobei der untere Bogen an seiner concaven Seite das Gypströpfchen hat, und der obere an der Stelle beginnt, wo das höhere Tröpfchen befestigt ist. Dieses liegt wiederum an der concaven Seite des oberen Bogens. Daraus folgt, dass der Reiz, den der Druck des oberen Körperchens hervorbringt, nicht schwächer ist als der, welcher sich vom unteren fortpflanzt. Es ist daher möglich, dass in den Versuchen mit Glasströmpfchen die Krümmung der Wurzel bloss dem Einfluss des Druckes, den die concave Krümmung des Glasströmpfchens verursacht, zuzuschreiben ist. Ich werde eingehendere Angaben hierüber demnächst veröffentlichen.

Als das Manuscript der vorliegenden Arbeit geschlossen war, erschien eine Arbeit von Czapek[1]), welche durch die Veröffentlichung Wachtel's hervorgerufen wurde. Hier erklärt Czapek die Unterschiede zwischen seinen und Wachtel's Resultaten durch Unterschiede in der benutzten Methode, insbesondere was die Beschaffenheit der Glasströmpfchen betrifft. Dennoch kann ich Czapek's Versuche, mit Hilfe der älteren Methode ausgeführt, obzwar sie die unter gegebenen Verhältnissen höchst erreichbare Wahrscheinlichkeit ergeben, nicht als absolut beweisend betrachten, denn es handelt sich immerhin um passiv, also abnorm gekrümmte Wurzeln, bei dem geotropischen Versuche selbst ist der Thig-

---

1) F. Czapek, Ueber den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, H. 2, 1900.

motropismus nicht ausgeschlossen und er wird wohl auf die resultirende Krümmung einen Einfluss haben.

Ich will jedoch nicht bestreiten, dass die von Czapek in seiner neuesten Arbeit eingehend geschilderten Krümmungen geotropische sind. Nur will ich darauf aufmerksam machen, dass die Versuche nicht rein sind und daher auch nicht evident. Trotzdem ist Czapek's Auffassung, dass in der Wurzelspitze die Schwerkraft percipirt wird, richtig, allerdings kann durch seine ältere Methode die Localisirung der geotropisch empfindlichen Zone nicht streng angegeben werden. Hingegen sind die mit seiner verbesserten Methode angestellten Versuche zwar frei von etwa thigmotropischen Einflüssen, dennoch operirt man auch da mit abnormen Wurzeln.

Auch dann ist es jedoch möglich, die Krümmungen, welche die mit Glasstrümpfchen versehenen Wurzeln zeigen, als thigmotropisch zu erklären, denn die Versuche haben gezeigt, dass der Einfluss des an der Wurzelspitze ausgeübten Druckes durch einen höher stattfindenden überwunden werden kann, auch wenn dieselben antagonistisch wirken.

Um die Lage der geotropisch empfindlichen Zone in typischen Wurzelspitzen zu erfahren, mussten daher andere Versuche angestellt werden, bei denen die störenden Einflüsse der Versuchsanstellung vermieden werden mussten. Ich bin von dem Gedanken ausgegangen, die Wurzelspitzen durch ihre active Krümmung in eine solche Lage zu bringen, wie sie durch eine passive Krümmung mit Hilfe eines Glasstrümpfchens in Czapek's Versuchen zu Stande gebracht wurde. Wenn man z. B. eine Hauptwurzel umgekehrt vertical aufrichtet, so wird sich dieselbe krümmen, bis der empfindliche Theil die stabile Ruhelage erreicht. Sodann giebt es ausser der Nachwirkung keinen Grund zur weiteren Krümmung und die hinteren noch wachsthumsfähigen Theile müssen gerade wachsen.

Zu derartigen Untersuchungen sind jedoch bloss Versuche mit in feuchter Luft (oder Wasser) sich krümmenden Wurzeln geeignet.

Die bemerkenswerthen Unterschiede zwischen den Formen und Intensitäten der Wurzelkrümmungen je nach dem Feuchtigkeitsgrade des Mediums hat schon Hofmeister[1]) hervorgehoben,

1) W. Hofmeister, Ueber passive und active Abwärtskrümmung von Wurzeln. Botan. Ztg., Jahrg. 27, 1869.

besonders wichtig sind jedoch die klassischen Angaben, die wir Sachs[1]) verdanken. Sachs führt aus, dass die Krümmungen der horizontal gelegten oder schief aufgerichteten Wurzeln bei den von ihm untersuchten Arten anfangs, d. h. 4—6 Stunden, die Form eines Kreisbogens zeigen, da jedoch im weiteren die Zunahme der Krümmung an der Stelle des stärksten Wachsthums am bedeutendsten ist, geht der Kreisbogen in eine parabolische Form über. Das gilt für Wurzeln, die in Luft oder Wasser wachsen ebenso, wie für die in Sand oder Erde wachsenden. Nun zeigt sich im weiteren bei den in Luft stattfindenden Krümmungen eine Besonderheit darin, dass die am stärksten gekrümmte Partie wie ein scharfes Knie erscheint, vor und hinter welchem die Krümmung plötzlich flacher wird. Dies führt nach weiter fortgesetztem Wachsthum dahin, dass entweder die vorhandene stärkste Krümmung erhalten bleibt und das vordere Stück, welches sich jetzt rasch verlängert, mit sehr geringer Krümmung oder fast gerade fortwächst, oder dass sich die knieförmige Krümmung mehr und mehr ausgleicht und in einen flachen Bogen verändert. Sachs findet es merkwürdig, dass oft der kräftig fortwachsende vordere Theil der Wurzel keine weitere geotropische Krümmung erfährt, obgleich er mit dem Erdradius einen Winkel bildet, der auch ein rechter sein kann; zumal schief abwärts gerichtete Wurzeln, die mit der Verticalen einen Winkel von 20—30° bilden, wachsen auch tagelang gerade fort, auch in Wasser, ohne je die verticale Richtung zu gewinnen. Die Wurzeln jedoch, welche frisch aus dem Keimlager genommen, schief oder horizontal gelegt werden, krümmen sich in den ersten Stunden normal: „Ich bin nicht im Stande", bemerkt dazu Sachs, „eine Ursache dieses Verhaltens anzugeben." Für die Abflachung der Wurzelkrümmungen in Luft oder Wasser giebt Sachs die Erklärung, dass die Zellen der Unterseite, welche anfangs langsamer wuchsen als die der Oberseite, nachträglich von neuem stärker wachsen und so die Krümmung ausgleichen. Diese Erscheinung wird jetzt bekanntlich unter den Begriff des Autotropismus genommen und als eine Reaction auf den durch die Krümmung selbst hervorgerufenen Reiz betrachtet.

Für die in Erde wachsenden Wurzeln kommt jedoch, wie Sachs erkannt hat, noch ein Umstand in Betracht, welcher bewirkt,

---

1) J. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. botan. Inst., Würzburg I, 1872, p. 444 ff.

dass die Krümmung nicht flacher, sondern scharf wird und die Spitze in die Verticale bringt. Es ist dies der Thigmotropismus. Die concave Seite der Wurzel erfährt nämlich bei der Krümmung eine viel stärkere Reibung, als die convexe und da sich, wie wir schon oben erfahren haben, die Wurzel nur positiv thigmotropisch krümmt, so muss eine Krümmung zu Stande kommen, die sich mit der geotropischen summirt und dieselbe sozusagen unterstützt. Ich habe, um mich noch besser von dieser Sache zu überzeugen, kräftige Keimwurzeln von *Vicia faba (maior)* in einen ziemlich fest zusammengedrückten Quarzsand eingebettet und horizontal gelegt. Ich habe keinen einzigen Fall beobachtet, der auf einen negativen Thigmotropismus der jüngsten Wurzeltheile schliessen liesse, die Krümmung war an der ganzen Wurzel rein positiv. Gleichzeitig wurden Keimwurzeln von derselben Beschaffenheit in absolut feuchter Luft horizontal gelegt, nach derselben Zeit, wie die im Sande liegenden gezeichnet und die Ablenkung ihrer Spitzen von der horizontalen Richtung gemessen. Im Durchschnitt war die Ablenkung der in Sand befindlichen Wurzeln grösser und zwar nach den ersten vier Stunden etwa um 12°. Daraus lässt sich der Schluss ziehen, dass thatsächlich die Reibung an der concaven Seite die geotropische Krümmung verstärkt. Wäre also die Spitze negativ thigmotropisch, so müsste dieser negative Thigmotropismus viel kleiner sein als der positive, den die älteren Theile der Wurzelspitze zeigen. Die oben beschriebenen Versuche, die gezeigt haben, dass der jüngere Theil der Wurzelspitze in entgegengesetzter Richtung thigmotropisch gekrümmt sein kann, wenn an entgegengesetzten Seiten der Wurzelspitze ein thigmotropischer Reiz wirkt, machen es wahrscheinlich, dass sich auch bei geotropischen Krümmungen in Sand oder Erde der eventuelle negative Thigmotropismus zeigen würde, wenn es einen solchen überhaupt gäbe. Einen solchen giebt es jedoch bei den Wurzeln der von uns untersuchten Pflanzen höchst wahrscheinlich überhaupt nicht.

Es bleibt nun noch zu erklären, warum die in Luft oder Wasser sich krümmenden Wurzeln oft nicht die verticale Richtung erreichen und schief gerade wachsen. Aus den später mitzutheilenden Versuchen über den Einfluss des Welkens auf den perceptorischen Apparat könnte vielleicht geschlossen werden, dass in einer allmählichen Wasserentziehung der Wurzelhaube, die sich beim Wachsthum in der Luft schwer oder überhaupt nicht verhüten lässt, die Ursache dieser Erscheinung zu suchen ist. Doch macht

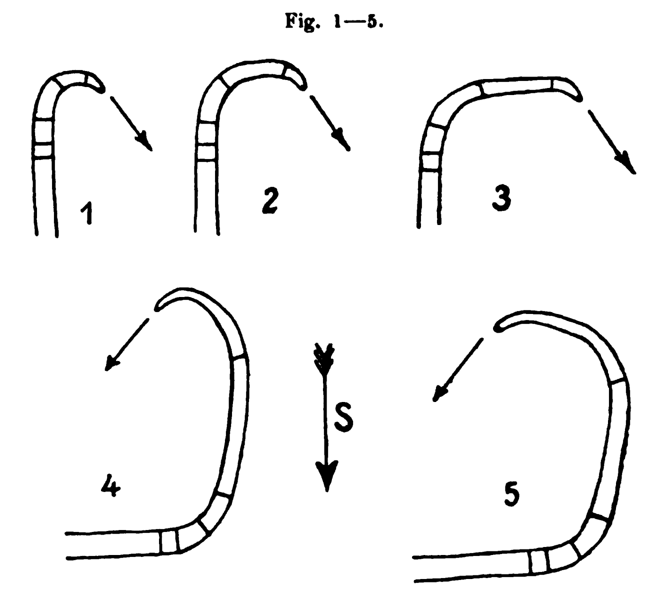
es der Umstand, dass man auch an in Wasser wachsenden Wurzeln dieselbe Erscheinung trifft, unwahrscheinlich, dass dies richtig ist. Es lassen sich jedoch noch zwei Erklärungsversuche anführen, die einer Discussion werth sind. Zunächst sei bemerkt, dass, wie Czapek[1]) richtig angiebt, die thatsächlichen geotropischen Wurzelkrümmungen die Resultate zwischen dem entgegengesetzt wirkenden Geotropismus und Autotropismus vorstellen. Wäre der Autotropismus besonders gross, so könnte er die Unvollständigkeit der geotropischen Krümmung bewirken, dasselbe könnte allerdings auch dann zu Stande kommen, wenn die durch den Schwerkraftreiz ausgelösten Vorgänge im Gegensatz zu dem Autotropismus schwach wären. Nun ist es möglich, dass die Wurzel durch einen lange einwirkenden geotropischen Reiz ermüdet wird, wie das für gewisse Organe thatsächlich angegeben wird. Es könnte dann der Autotropismus bewirken, dass die Wurzel in eine Ruhelage kommt, bevor sie die Verticale erreicht. In der That werden die schräg oder vertical aufwärts gerichteten Wurzeln relativ lange geotropisch gereizt und wenn sie durch andere Reize, wie z. B. durch den Thigmotropismus, nicht in ihrer Krümmung unterstützt werden, erreichen sie nicht die Verticale, sondern die Spitze zeigt eine fixe resultirende, meist schiefe Ruhelage.

Die zweite Erklärung könnte so lauten, dass die Wurzel während der Krümmung ihren Geotropismus derart veränderte, dass sie jetzt plagiotrop ist, wie z. B. die Nebenwurzeln. Dass die Nebenwurzeln plagiotrop sind, lässt sich leicht beweisen, denn sie kehren in ihre meist schiefe Lage zurück, sowohl wenn man sie aufwärts als auch abwärts aus ihrer Ruhelage bringt (Czapek, Schober). Dasselbe thun die aufwärts umgekehrten und unvollständig gekrümmten Hauptwurzeln, welche in Luft wuchsen und sich krümmten. Sie erreichen eine bestimmte neue Ruhelage und kehren immer wieder in dieselbe, wenn man ihnen eine abweichende Lage giebt, zurück. Absolut denselben Winkel erreichen sie zwar nicht, doch findet man denselben Umstand auch bei den Nebenwurzeln. Sehr überraschend waren folgende Versuche: 3—3 $^1/_2$ cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden umgekehrt aufwärts im Dunkeln in feuchte Luft gestellt (T. = 19° C.). Nach 24 Stunden zeigen sie die charakteristische Krümmung, wobei der gerade wachsende Theil eine horizontale Lage einnahm. Die Spitze schloss

1) Czapek, l. c. p. 338.

mit der Lothrichtung einen Winkel von 42°. Nun wurde die Wurzel so gestellt, dass die Spitze genau senkrecht herunter gerichtet war. Nach 2 Stunden war die hinter der Spitze befindliche Krümmung verschwunden, nach weiteren 3 Stunden war die Spitze schief aufgerichtet, sodass sie mit der Lothrichtung den Winkel von 36° schloss. Es ist leicht einzusehen, dass sich diese Erscheinung nicht aus dem blossen Zusammenwirken von Autotropismus und Geotropismus erklären lässt, obzwar wir zeigen werden, dass ein solches hier thatsächlich stattfindet. Hier liegt eine wirk-

Fig. 1—5.



Keimwurzeln von *Vicia faba* (*maior*) nach oben umgekehrt.
1. nach 15 Stunden; 2. nach 23 Stunden; 3. nach 26 Stunden; 4. Keimwurzel, die nach oben umgekehrt wurde, 30 Stunden sich krümmte und dann mit der Spitze wiederum nach oben gestellt wurde, 15 Stunden nach dieser Umkehrung; 5. 26 Stunden nach der zweiten Umkehrung.

liche Veränderung der geotropischen „Stimmung“ der Hauptwurzel vor, deren Erklärung wir uns für den zweiten Theil unserer Arbeit vorbehalten.

Zu den meisten Versuchen wurden Keimpflanzen von *Vicia faba* benutzt, ausserdem noch *Pisum sativum* und *Cucurbita pepo.* Dieselben wurden umgekehrt in einem dampfgesättigten Raume aufgestellt und der geotropischen Krümmung überlassen. Da ein längeres Verweilen der Wurzeln in feuchter Luft ihr Wachsthum

und ihre Krümmungsfähigkeit beeinträchtigt, müssen die Wurzeln öfters benetzt werden, am besten mit einem Zerstäuber. Ich that dies, wenn möglich je nach vier Stunden. Um die Vorgänge bequemer verfolgen zu können, wurden die meisten Versuche bei einer nicht zu hohen Temperatur (15°—16° C.) angestellt.

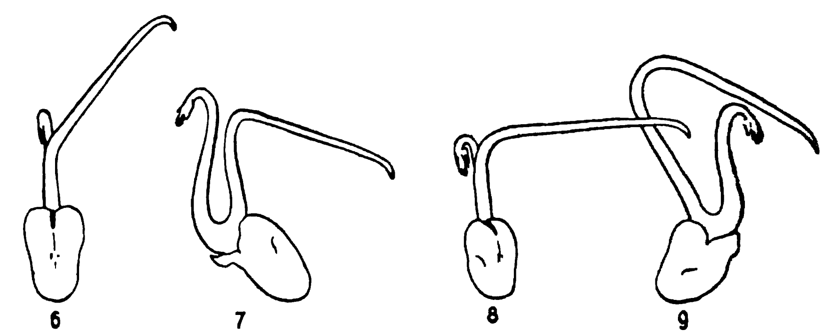
Ich will einen Versuch eingehender beschreiben. Keimlinge von *Vicia faba maior*, die mit 3 cm langen, in Sägespänen gewachsenen Wurzeln versehen waren, wurden mit Tuschestrichen so markirt, dass ein Theilchen = 2 mm war, dann umgekehrt vertical in einem dampfgesättigten, dunklen Raume bei einer Temperatur von 15—16° C. aufgestellt. Nach 15 Stunden war die Wurzel bogenförmig gekrümmt, die Krümmung war meist auf die ersten drei Zonen beschränkt (Fig. 1). Die Spitze selbst schloss mit der Verticalen einen Winkel von 40—15°. Nach weiteren acht Stunden ist die Krümmung in der zweiten Zone sehr flach geworden, ja ein Theil war hier ganz gerade (Fig. 2). Die Neigung der Spitze zur Verticalen blieb unverändert. Während der weiteren drei Stunden ist die zweite Zone stark gewachsen, sie ist jedoch ganz gerade. Die Wurzel erschien (Fig. 3) zweimal knieförmig gebogen, die erste Krümmung war in der dritten und vierten Zone localisirt, die zweite in der ersten. Die Spitze behielt ihre Neigung zur Verticalen unverändert.

Lässt man die Wurzeln in dieser Lage, so wachsen sie noch mehrere (10—20) Stunden ganz gerade, bloss die jüngste Spitze behält ihre Krümmung. Werden sie dann so gelegt, dass der älteste Theil horizontal und der gerade, gewöhnlich in der zweiten Zone befindliche Theil aufrecht vertical ist, so bemerkt man alsbald eine neue Krümmung, durch welche die Wurzelspitze ungefähr in dieselbe Neigung zur Verticalen gebracht wird, wie sie früher war (Fig. 4). Nachdem diese Neigung erreicht ist, wächst die Wurzel wieder gerade fort (Fig. 5). Wenn die umgekehrt aufrecht gestellten Wurzeln ungestört unter günstigen Umständen wachsen, ist die definitive Neigung ihrer Spitze zur Verticalen fast bei allen Individuen ungefähr dieselbe. Selten erreichen sie eine Krümmung, wo die Spitze eine senkrechte Lage hat. Ich habe dies erreicht, wenn ich die üppig wachsenden Wurzeln womöglich häufig mit Wasser benetzte und dieselben in einem dampfgesättigten Raum kultivirte, durch den ein Strom feuchter Luft geführt wurde.

Wie schon hervorgehoben wurde, erreichen in einer und derselben Kultur fast alle Individuen ungefähr dieselbe Neigung der

Wurzelspitze zur Verticalen. Dabei können die gerade wachsenden Strecken die verschiedensten Lagen zur Schwerkraftrichtung eingenommen haben. Das ist z. B. gut aus den Figuren 6—9 zu ersehen. Die Wurzeln sind einem Versuche, der mit 9 Individuen von *Vicia faba typ.* angestellt wurde, entnommen. Die Wurzeln hatten eine Länge von 1,7—2 cm, als sie umgekehrt aufrecht in einem dampfgesättigten, dunklen Raume aufgestellt wurden. Sie wurden je nach 4 Stunden mit Wasser benetzt und wuchsen 36 Stunden lang. Ihre Spitzen haben eine fast senkrechte Richtung eingenommen (es fehlten dazu 6—9°). Hingegen waren die gerade gewachsenen Strecken ganz unregelmässig zur Schwerkraftrichtung

Fig. 6—9.



Keimwurzeln von *Vicia faba*, die umgekehrt aufwärts in feuchte Luft gestellt wurden, 36 Stunden nach der Umkehrung.

orientirt. Drei waren horizontal, eine fast horizontal, vier schräg abwärts, eine schräg aufwärts gerichtet.

Wird den Wurzeln jetzt eine andere Lage zur Schwerkraftrichtung gegeben, so erscheint eine neue Krümmung, bis die Wurzelspitze wieder ungefähr die ursprüngliche Richtung erreicht. Nicht selten weicht jedoch jetzt diese Richtung um einige wenige Grade mehr von der Lothrichtung ab, wie das aus dem Vergleich der Figuren 3 und 5 hervorgeht. Die Unterschiede sind jedoch klein und bei günstiger Versuchsanstellung giebt es überhaupt keine. Es ist jedoch wichtig zu bemerken, dass die Richtung der gerade wachsenden Strecke jetzt bedeutend verschieden von der ursprünglichen sein kann. Der Unterschied kann sogar 40° betragen, meist ist er jedoch kleiner (0—10°).

Aus den mitgetheilten Versuchsergebnissen ist zu folgern, dass die Richtung der Wurzelspitze selbst entscheidet, ob sich die

Wurzel in der Ruhelage zur Schwerkraftrichtung befindet oder nicht. Die Richtung der Wachsthumszone hat hierfür keine Bedeutung. Es muss daraus gefolgert werden, dass der Schwerkraftreiz in der Wurzelspitze percipirt wird. Es wäre interessant, die Lage der empfindlichen Zone noch bestimmter präcisiren zu können. In den Versuchen, auf deren Grund wir zu dem Resultat gekommen sind, dass die Wurzelspitze selbst den geotropischen Reiz percipirt, war die Länge der abwärts (oder schräg abwärts) gerichteten Spitze nicht immer dieselbe. Die Spitze selbst war jedoch nicht gerade, und die definitive Richtung der Wurzelspitze war immer bloss durch die Richtung ihres endständigen kegelförmigen Abschnittes bestimmt, welcher eigentlich schon die Wurzelhaube vorstellte. Dieser Abschnitt war es auch, der am meisten die senkrechte Richtung eingenommen hat, welche unter normalen Umständen die Ruhelage vorstellt. Es ist daher wahrscheinlich, dass in dem äussersten Abschnitt der Wurzelspitze, d. h. in der Wurzelhaube der Schwerkraftreiz percipirt wird.

Der Versuch, in welchem die vertical gestellten Spitzen durch eine negativ geotropische Krümmung in ihre schiefe Lage zurückzukehren versuchten, beweist, dass es sich thatsächlich um plagiotrop gewordene Wurzeln handelt. Da es jedoch auch hier die Spitze selbst war, welche in ihre Ruhelage zurückkehrte, lässt sich wiederum folgern, dass in ihr der Schwerkraftreiz percipirt wird.

Die Krümmung der Wurzelspitze bei aufrecht gestellten Wurzeln wird schliesslich, wie aus den Figuren 6—9 hervorgeht, in dem jüngsten Theile der Wurzel localisirt, wo ein sehr schwaches Wachsthum stattfindet. Dennoch werden von der gekrümmten Partie immer neue Theile in das ein stärkeres Längenwachsthum aufweisende Stadium versetzt und es sollte die Krümmung flacher werden, d. h. der Krümmungsradius sich verlängern. Man beobachtet dagegen, dass derselbe sich nicht verändert und es ist anzunehmen, dass die älteren Theile der gekrümmten Zone bei ihrem Wachsthum gerade werden; sie nehmen die Richtung der schon vorhandenen geraden Strecke ein. Dies kann dadurch verursacht werden, dass in diese Partie kein geotropischer Reiz geleitet wird und die Partien werden unter dem Einfluss der älteren geraden Strecke autotropisch ebenfalls gerade. Da nun immer neue Theile der gekrümmten Zone gerade werden, so sollte die Krümmung der Spitze immer kleiner werden. Das geschieht jedoch in nachweisbarem Maasse nicht. Daher muss hier ein immer neuer Impuls

zur Krümmung stattfinden, und dieser kann nur ein geotropischer Reiz sein, d. h. die Wurzelspitze befindet sich wahrscheinlich nicht in ihrer geotropischen Ruhelage, sondern ist ein wenig aus derselben nach oben gehoben. Dadurch wird sie beständig zu einer immer neuen Krümmung gereizt, diese wird jedoch durch die Geradestreckung der in ein stärkeres Längenwachsthum übergehenden Partien aufgehoben. Die Wurzel befindet sich daher in einer „resultirenden" Stellung. Die eigentliche Ruhelage erfährt man auch nicht, wenn man die Wurzelspitze vertical stellt und nun die Aufhebung derselben feststellt, denn auch hier kann es sich um eine Resultante des Geotropismus und der Eigenrichtung handeln.

Obzwar diese Versuche einen genug wiegenden Beweis für die Richtigkeit der Darwin'schen Auffassung, dass in der Wurzelspitze der Schwerkraftreiz percipirt wird, geliefert haben, wollte ich noch durch andere Methoden die Frage prüfen, wobei ich besonders im Sinne hatte zu untersuchen, ob es thatsächlich der Wundreiz an sich ist, der es verursacht, dass die ihrer Spitze beraubten Wurzeln keiner geotropischen Krümmung fähig sind. Dass thatsächlich die Verwundung an sich die Wurzel eine Zeit lang in einen Zustand versetzt, wo dieselbe nicht geotropisch empfindlich oder reactionsfähig ist, hat durch einige Versuche Czapek[1]) bewiesen und es lässt sich leicht nachweisen, dass schon ein Stich mit einer feinen Glasnadel dies thut. Ebenso, dass der Wundreiz nicht akropetal, sondern nur basipetal in ausgiebiger Intensität geleitet wird, ähnlich, wie es Rothert[2]) für die Plumula der Graskeimlinge bewiesen hat. Wenn ein Organ verwundet wird, so kommt einerseits der Umstand in Betracht, an welcher Stelle dies geschehen ist, andererseits, wie gross die Wundfläche ist. Wird z. B. die Wurzelspitze durch einen Querschnitt verwundet, so könnte man meinen, dass der Effect derselbe sein wird, wie wenn man die Wurzel durch zwei je die Hälfte der Wurzel quer durchschneidende Einschnitte, die von gegenüberliegenden Seiten nicht weit von einander geführt werden, verwundet hätte. Denn die Fläche eines zwischen beiden Einschnitten geführten vollständigen Querschnittes kann leicht gleich derjenigen der beiden Einschnitte gewählt werden.

1) F. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntniss d. geotropisch. Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 202 ff.

2) W. Rothert, Die Streitfrage über die Function der Wurzelspitze. Flora 1894. Ergbd. Ueber Heliotropismus, Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 7.

Es hat sich jedoch gezeigt, dass der Effect dieser beiderartigen Verwundungen ein wesentlich verschiedener ist. Bei den Wurzeln, welche ihrer Spitze durch einen vollständigen Querschnitt beraubt wurden, dauerte es viel länger, ehe sich die geotropische Reactionsfähigkeit einstellte, als bei solchen, die durch zwei seitliche Einschnitte verwundet wurden, obzwar in beiden Fällen die Wundfläche dieselbe war.

Fünf Hauptwurzeln von *Vicia faba*, die 2—3 cm lang waren, wurden durch zwei an gegenüber liegenden Seiten bis zur Mitte geführte Querschnitte verwundet, deren einer 0,8 mm von der Spitze entfernt war, also das transversale Meristem getroffen hat, der zweite 1,0—1,1 mm. Sodann wurden die Wurzeln in lockere Sägespähne horizontal gelegt und es wurde gesorgt, dass sie nicht von einseitigem Feuchtigkeitsunterschied getroffen werden. Schon nach 5 1/4 Stunden war eine deutliche geotropische Krümmung bei vier Wurzeln zu sehen (die Ablenkung von der Horizontalen betrug 58°, 45°, 36°, 30°, 0°), nach weiteren 5 Stunden war auch die fünfte Wurzel gekrümmt (Ablenkung = 25°).

Aehnliche Versuche wurden mit in feuchter Luft befindlichen Wurzeln ausgeführt. Sie wurden in derselben Weise verwundet, wie im vorigen Versuche, und in einen dunklen, dampfgesättigten Raum horizontal gelegt. Nach 23 Stunden liess sich eine deutliche geotropische Krümmung feststellen. Die Wurzelspitze schloss mit der Horizontalen die folgenden Winkel: 62°, 56°, 52°, 50°, 40°. Die Krümmung war jetzt viel länger und flacher als im vorigen Versuche.

Bei anderen Versuchen wurden die Halbeinschnitte in grösseren Entfernungen von der Spitze geführt und zwar 1—1,1 und 1,2—1,3 mm, 1,2—3 und 1,4—1,5 mm. Es trat spätestens nach 20 Stunden ebenso eine deutliche Krümmung ein. Zum Vergleiche seien hier Versuche angeführt, wo durch einen vollständigen Querschnitt die Wurzel ihrer Spitze beraubt wurde. 1,5—2,5 cm langen Keimwurzeln von *Vicia faba* (typ.) wurde die Spitze durch einen durch das transversale Meristem oder direct hinter demselben geführten Querschnitt entfernt; die Wurzeln wurden sodann in lockeren, feuchten Sägespähnen horizontal gelegt. 48 Stunden nach der Verwundung zeigt eine Wurzel eine deutliche geotropische Krümmung. Nach weiteren 2 Stunden sind drei weitere Wurzeln deutlich geotropisch gekrümmt, zwei nutiren unregelmässig.

Sechs anderen Wurzeln wurden die Spitzen durch einen 0,4—0,5 mm hinter dem Transversalmeristem geführten Querschnitt entfernt. Die Wurzeln wurden sodann in Sägespähne horizontal gelegt. Nach 48 Stunden zeigt eine Wurzel eine geotropische Krümmung, nach weiteren 14 Stunden sind weitere zwei Wurzeln gekrümmt, eine Wurzel hat am Callus zwei zäpfchenartige Auswüchse gebildet, die sich geotropisch krümmen, zwei Wurzeln nutiren unregelmässig.

Die Versuche zeigen, dass die Wurzeln, die bei der Verwundung ihrer Spitze nicht beraubt wurden, sich viel früher deutlich geotropisch krümmen, als solche, denen gleichzeitig mit der Verwundung die Spitze entfernt wurde. Die Wundflächen sind in beiden Fällen ungefähr dieselben, ebenso die Richtung der Wundfläche in Hinsicht auf die Wurzelachse. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass auch der Wundreiz in beiden Fällen gleich gross ist und die Reactionsfähigkeit sollte in beiden Fällen — würde es sich bloss um den Einfluss des Wundreizes selbst handeln — eine gleich lange Zeit ausbleiben. Wenn jedoch der Verlust der Wurzelspitze einen ungewöhnlich langen Verlust der Reactionsfähigkeit verursacht, so ist es wahrscheinlich, dass der Wurzelspitze bei der geotropischen Empfindlichkeit oder Reactionsfähigkeit eine grosse besondere Bedeutung zukommt. Schon Ciesielski[1]) hat die Beobachtung gemacht, dass die ihrer Spitzen beraubten Wurzeln von *Vicia faba*, *Pisum* und *Lens* die geotropische Krümmungsfähigkeit wiederum erlangen, wenn sich eine neue Wurzelkappe ausgebildet hat, seine Angaben werden von Darwin bestätigt und Wachtel giebt an, dass die Reactionsfähigkeit mit der Ausbildung eines Callus an der Wundfläche zurückkehrt. Thatsächlich wird, wenn der Schnitt hinter dem Transversalmeristem geführt wurde, sogleich keine normale Wurzelspitze mit einer normalen Haube regenerirt, sondern zunächst ein aus verlängerten Zellen zusammengesetzter Callus, der die Haube ersetzt, und die übriggebliebenen meristematischen Zellen stellen dann den meristematischen Theil der Wurzelspitze vor. Und mit der Ausbildung eines die Haube ersetzenden Callus war auch in den soeben beschriebenen Versuchen die Rückkehr der geotropischen Reactionsfähigkeit verknüpft. Dieser Callus ersetzt also die entfernte Wurzelspitze. Man könnte nun einwenden, dass der Wundreiz, welcher durch einen voll-

1) T. Ciesielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 1.

ständigen Querschnitt verursacht wurde, aus irgend welchem Grunde grösser ist, als derjenige, der durch zwei seitliche hintereinander geführte Einschnitte hervorgerufen wurde und dass sich aus diesem Umstande die Unterschiede in der Dauer der Reactionsunfähigkeit der Wurzeln erklären lassen. Ich habe mich daher bemüht nachzuweisen, dass dies nicht der Fall ist. Zunächst handelt es sich um ein exactes Maass des Wundreizes. Als solches habe ich die Intensität des an einer geotropisch gekrümmten Wurzel auftretenden Autotropismus, der nach einer genügend grossen Verwundung zur Geltung kommt und die Wurzel gerade zu strecken strebt, erwählt.

Diesbezügliche Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt: Womöglich gleich lange und alte Wurzeln wurden in horizontale Lage gebracht und nachdem sie sich geotropisch deutlich gekrümmt hatten, wurden schnell ihre Umrisse gezeichnet, die Wurzeln verwundet und um 90° (um ihre Längsachse) umgedreht wiederum horizontal gelegt. Nach einer bestimmten Zeit wurden wiederum ihre Umrisse gezeichnet. In den so gewonnenen Figuren wurden die „neutralen“ Mittellinien gezogen und zu demjenigen Punkt, der den Vegetationspunkt oder das Transversalmeristem bedeutet, Tangenten gezogen. Der Winkel, den dieselben mit der ursprünglichen Längsachse der Wurzel schliessen, giebt die Ablenkung der Wurzelspitze von der Horizontalen an. Wurden nun die Wurzeln in verschiedener Weise verwundet, so lassen sich aus dem Vergleiche der Winkel die eventuellen Folgerungen deduciren. Aus den verschiedenen thatsächlich ausgeführten Versuchen führe ich den folgenden an:

Keimwurzeln von *Vicia faba (maior)*, die 3—4,5 cm lang waren, wurden horizontal in sehr lockere Sägespähne gelegt und ihre Krümmung in der eben angegebenen Weise nach 2 ½ Stunden gemessen (I). Nun wurden einige Wurzeln (*a*) um 90° gedreht und wieder in die Sägespähne horizontal gelegt. Sie wurden nach 3 Stunden gemessen (II). Andere (*b*) wurden durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem quer geführten Schnitt ihrer Spitze beraubt, um 90° gedreht und ebenfalls in Sägespähne horizontal gelegt. Sie wurden nach 3 (II) und nach weiteren 5 Stunden gemessen (III). Schliesslich wurden weitere Wurzeln (*c*) durch zwei hintereinander quer geführte Halbeinschnitte verwundet; der erste wurde an der convexen Seite der Wurzel dicht hinter dem Transversalmeristem, der zweite an der concaven Seite etwa 0,2—0,3 mm

hinter dem ersten geführt. Die Wurzeln wurden sodann ebenfalls um 90° gedreht und in Sägespähne horizontal gelegt. Sie wurden nach 3 (II) und nach 5 weiteren Stunden (III) gemessen (T. = 16 bis 17° C., die Zahlen bedeuten Winkelgrade).

	I	II	III
a	48	70	
	57	71	
	60	73	
	61	80	
	63	85	
D.	**58**	**76**	
b	31	30	15
	32	33	0
	32	22	0
	38	55	11
	40	40	27
D.	**35**	**36**	**11**
c	40	60	28
	48	53	10
	50	68	0
	53	69	6
	75	81	14
D.	**53**	**66**	**12**

Das angeführte Zahlenmaterial beweist wieder, dass die individuelle Variabilität bei den Wurzeln eine sehr grosse ist. Dennoch lässt sich einiges ganz sicher ableiten. Zunächst, dass in den ersten 3 Stunden nach der Umdrehung die Krümmung bei den normalen Wurzeln durch Nachwirkung beträchtlich verstärkt wird und dass diese Nachwirkung auch bei den verwundeten Wurzeln, allerdings in geringerem Grade in derselben Richtung wirkt. Einige Wurzeln zeigen jedoch schon jetzt einen Rückgang der ursprünglichen Krümmung. Derselbe ist jedoch nach weiteren 5 Stunden besonders gross und auffallend, denn die Krümmung ist bei den der Wurzelspitze beraubten Wurzeln im Durchschnitt fast um 69%, bei den durch zwei seitliche Einschnitte verwundeten (*c*) um 77% kleiner geworden. Bei anderen Versuchen, die in ähnlicher Weise ausgeführt wurden, verkleinerten sich die Krümmungen bei *b* um 71%, 78%, bei *c* um 70%, 65%. Andere Versuche wurden so

angestellt, dass die Wurzeln nach der ersten Messung und Verwundung nicht um 90° gedreht, sondern in der ursprünglichen Lage in die Sägespähne gelegt wurden. Die Resultate waren ungefähr dieselben, wie in den eben angeführten Versuchen. 16 Stunden nach der Verwundung zeigten die ihrer Spitze beraubten Wurzeln keine Zunahme der Krümmung, hingegen ist dieselbe bei den nur durch zwei seitliche Einschnitte verwundeten Wurzeln von im Durchschnitt 16° auf 66° gestiegen.

An diesen Versuchen interessirt uns hier nur das leicht zu ersehende Resultat, dass die Grösse des Wundreizes nicht direct von dem Umstande abhängig ist, ob mit der Verwundung die Wurzelspitze entfernt wird oder nicht. Sie ist ungefähr bei gleich grossen Wundflächen dieselbe. Dagegen ist es für die Fähigkeit der Wurzel, den geotropischen Reiz zu percipiren und die Reaction auszuführen, sehr wichtig, ob die Wurzel ihre Spitze besitzt oder nicht. Und dies erklärt sich aus dem schon früher wahrscheinlich gemachten Umstande, dass es bloss die Wurzelspitze ist, welche der Perception des Schwerkraftreizes fähig ist.

Wir haben gesehen, dass die Wurzelspitze für die Reactionsfähigkeit der Wurzeln eine besondere Bedeutung hat. Diese Bedeutung ist allerdings eine indirecte, denn wie die Versuche mit aufwärts umgekehrten Wurzeln lehren, wird in der Spitze der Schwerkraftreiz percipirt. Beraubt man die Wurzel ihrer Spitze, bleibt die Perception aus und daher auch die Reaction. Sie kehrt wieder zurück, wenn sich die Spitze, resp. ein dieselbe ersetzender Callus ausgebildet hat. Von diesem Standpunkte lässt sich die Erscheinung leicht erklären, dass die ihrer Spitze beraubten Wurzeln viel später einer geotropischen Reaction fähig sind, als diejenigen, welche zwar im gleichen Maasse verwundet wurden, denen jedoch die Spitze erhalten blieb. Der Wundreiz an sich beraubt die Wurzel temporär der Reactionsfähigkeit, die Perceptionsfähigkeit kann dabei erhalten bleiben.

II. Die specifisch schwereren oder leichteren Körperchen in der Haube typischer Wurzeln.

Dass in der Wurzelhaube verschiedener Pflanzen Stärke constant vorkommt, war schon älteren Autoren bekannt[1]).

1) H. Schacht, Lehrbuch d. Anatomie u. Physiol. d. Gewächse, 2. Th., p. 166.

Sachs[1]) bemerkt, dass er bei allen Pflanzen, deren Wurzeln er in dieser Beziehung untersucht hat, in der Haube Stärke gefunden hat. Er führt 9 Pflanzenarten auf, bei denen er in der Wurzelhaube Stärke feststellen konnte. Interessant ist seine Arbeit über die Keimung von *Allium cepa*[2]). Er giebt hier an, dass er bei den Keimpflanzen dieser Art an drei constanten Stellen Stärke gefunden hat und zwar in der Wurzelhaube, in der Stärkescheide der Gefässbündel und unter dem Stamm-Vegetationspunkt. Sonst wird bei dieser Pflanze überhaupt nicht Stärke gebildet. Rosen fand Stärkekörner in der Wurzelhaube bei *Hyacinthus orientalis* und wie schon hervorgehoben wurde, hat er erkannt, dass sich dieselben im physikalisch unteren Theile der Zellen befinden.

Stärkekörner kommen thatsächlich bei den meisten Gefässpflanzen in der Wurzelhaube vor und es ist der entgegengesetzte Fall eigentlich eine relativ seltene Ausnahme. Eingehender habe ich Stärkekörner in den Hauben nachfolgender Pflanzen untersucht:

Equisetum arvense, *limosum*, *Aspidium decussatum*, *Woodwardia radicans*, *Ceratopteris thalictroides*, *Ophioglossum vulgatum*, *Ceratozamia robusta*, *fuscata*, *Allium cepa*, *Hyacinthus orientalis*, *Hemerocallis fulva*, *Monstera deliciosa*, *Anthurium lanceolatum*, *Acorus calamus*, *Latania borbonica*, *Phragmites communis*, *Avena sativa*, *Panicum miliaceum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Elodea canadensis*, *densa*, *Zanichellia palustris*, *Canna indica*, *Casuarina equisetifolia*, *Salix viminalis*, *Alnus glutinosa*, *Brosimum microcarpum*, *Polygonum amphibium*, *Ranunculus ficaria*, *repens*, *Roripa austriaca*, *amphibia*, *silvestris*, *Cardamine amara*, *Vitis gongylodes*, *Vicia faba*, *sativa*, *Phaseolus multiflorus*, *Lotus corniculatus*, *Pisum sativum*, *Lythrum salicaria*, *Monesis uniflora*, *Cucurbita pepo*, *melopepo*, *Myosotis palustris*, *Solanum tuberosum*, *Mentha aquatica*, *Stachys palustris*, *Helianthus annuus*.

Diese Arten sind auf verschiedene Familien der Gefässpflanzen vertheilt und sie gehören sowohl zu Pflanzen, bei denen die Stärke sehr selten auftritt, als auch zu denen, wo die Stärke das gewöhnlichste Kohlenhydrat vorstellt. Nach Sachs' Vermuthung werden in der Wurzelhaube die unverbrauchten, zu den Vegetationspunkten strömenden stickstofffreien Stoffe in Form von Stärkekörnern ab-

1) J. Sachs, Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum der Zellhäute liefern. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. III, p. 208.

2) J. Sachs, Botan. Zeitung, 1863, p. 68, weitere Angaben daselbst, 1859 (Keimung ölhaltiger Samen).

gelagert. Es lässt sich nicht verkennen, dass diese so entstehen, denn die äusseren Zellen der Haube werden abgestossen und mit denselben die in ihnen enthaltenen oft noch in beträchtlicher Menge vorhandenen Stärkekörner, hingegen wird in den neu für die Haube gebildeten Zellen Stärke gebildet, es muss daher in die Haube einen Zufluss von Stoffen geben, aus denen Stärke gebildet werden kann. Bei der fast allgemeinen Verbreitung der Stärke in der Haube scheint es jedoch nicht wahrscheinlich zu sein, dass derselben keine weitere Bedeutung zukommt, besonders auch darum, weil die meisten Stärkekörner in derartig beschaffenen Zellen vorkommen, in denen sie sich wie specifisch schwerere, in einer Flüssigkeit befindliche Körperchen verhalten. Auch ist es merkwürdig, dass in manchen Wurzeln, die in der Haube keine Stärkekörner besitzen, dieselben im eigentlichen Wurzelkörper hinter dem Vegetationspunkt liegen.

Die Stärkekörner kommen in der Wurzelhaube meist in der Columella vor. Dieselbe wird von mehreren symmetrisch um die Wurzelachse gelegenen, ungefähr parallel oder nur schwach divergent longitudinal verlaufenden Zellreihen gebildet, welche sozusagen ein in die Haube axial eingesetztes Zäpfchen vorstellen. Diese Columella war schon älteren Anatomen bekannt. Die Anordnung der Zellen, welche die Columella bilden, entspricht zwar nicht vollständig dem Princip der orthogonalen Trajectorien, die Abweichungen von demselben erklären sich jedoch leicht durch das relativ schnelle Wachsthum der axial gelegenen Zellen[1]). Die Stärke kommt jedoch auch reichlich in der die Columella umgebenden Zellschicht, d. h. in den sog. Δ-Zellen, zuweilen auch in weiteren Schichten vor, diffus verbreitet kann sogar die Stärke manchmal in der ganzen Haube festgestellt werden. Wir wollen hier jedoch bloss den Stärkekörnern Aufmerksamkeit schenken, welche sich in den Zellen wie specifisch schwerere Körperchen verhalten. Zunächst sollen die Verhältnisse an einem klaren und einfachen Beispiele erläutert werden, wie es bei *Roripa amphibia* in der Haube der exogen in den Blattachseln entstandenen Wurzeln vorliegt.

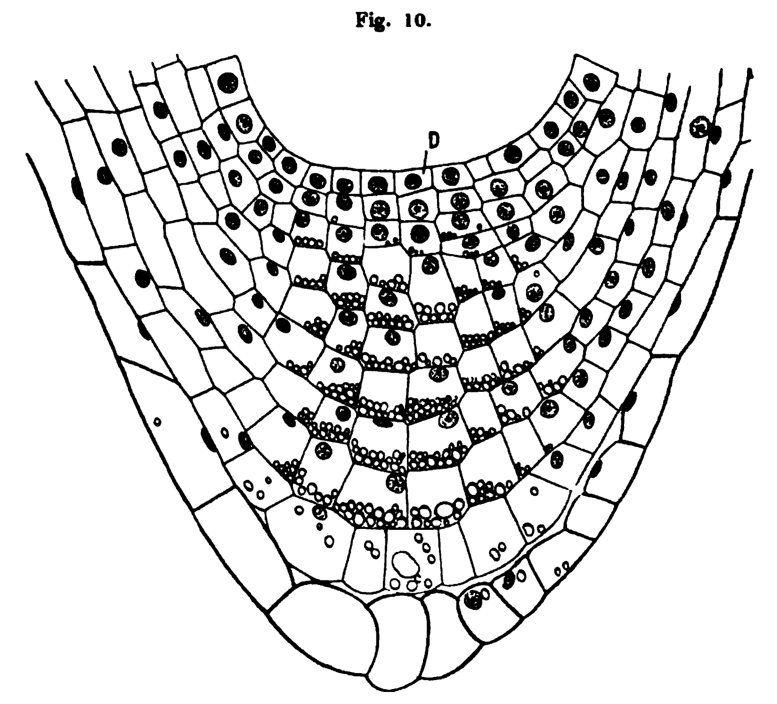
Die Haube wird hier durch die Thätigkeit des sog. Dermato-

---

1) S. Schwendener, Ueber das Scheitelwachsthum der phanerogamen Wurzeln. Sitzber. d. kgl. Akad. d. Wiss., Berlin, 1882. — Man findet übrigens Pflanzen mit einer blossen Andeutung der Columella, ich werde hier der Kürze wegen diesen Namen für axile Zellreihen der Haube überhaupt gebrauchen.

calyptrogens gebildet (*D* in Fig. 10). Die Columella besteht am medianen Längsschnitte aus vier bis fünf längsverlaufenden, schwach divergirenden Reihen. An dieselbe grenzen seitlich die sog. Deltazellen. Sowohl in der Columella als auch in den an dieselbe angrenzenden Deltazellen giebt es reichliche Stärkekörner. Die Wurzelhaube besteht aus schalenförmig angeordneten Zellschichten, welche im Bereiche der Columella ziemlich regelmässige, übereinander gelegene Etagen bilden. Die zwei jüngsten Etagen enthalten keine

Fig. 10.



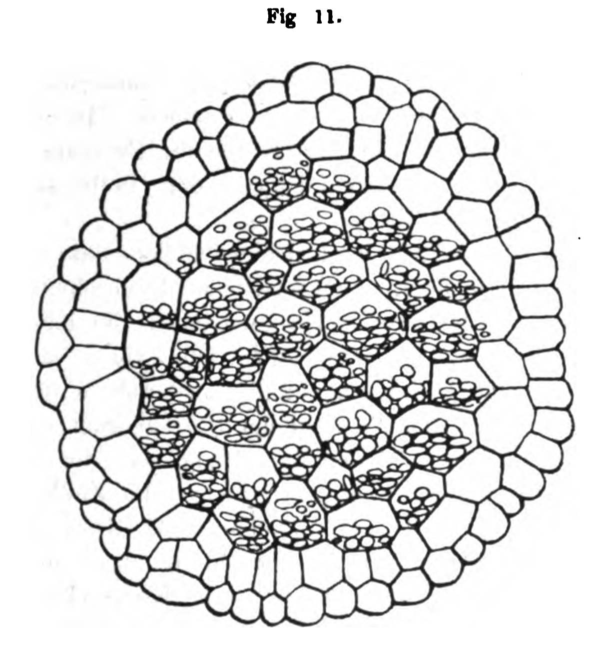
Medianer Längsschnitt durch die Haube einer Adventivwurzel von *Roripa amphibia*. *D* = Dermatogen.

oder nur sehr wenig Stärke, in den ältesten (äussersten) zwei Schichten ist dieselbe unregelmässig in den Zellen vertheilt. Es bleiben in den relativen Hauptwurzeln, die unserer Beschreibung zu Grunde liegen, noch sechs Etagen, die mit Stärkekörnern ausgestattet sind, welche den physikalisch unteren Theil der Zellen einnehmen. Combinirt man Längsschnitte mit Querschnitten, so kann man die Zahl dieser Zellen leicht berechnen. An Querschnitten sieht man, dass eine Etage durchschnittlich 36 solche

Zellen enthält (Fig. 11) und da es sechs Etagen giebt, so giebt es überhaupt in der Wurzelhaube 216 solcher Zellen.

Die älteren Adventiv-Wurzeln von *Roripa amphibia* sind positiv geotropisch und wachsen senkrecht nach unten. Dann befinden sich in den eben beschriebenen Zellen alle Stärkekörner im physikalisch unteren Theile der Zellen. Sie liegen gewöhnlich in zwei Schichten aufeinander, wobei die untere der plasmatischen Hautschicht direct anliegt. Wenn die Stärkekörner kleiner sind, so bilden sie noch mehrere aufeinander liegende Schichten (Fig. 10).

Fig 11.



Querschnitt durch die Haube von *Roripa amphibia*.

Sie sind rundlich, ellipsoidisch, linsenförmig oder unregelmässig und meist lässt sich an ihnen leicht erkennen, dass sie aus mehreren (2—4) Theilkörnern zusammengesetzt sind, wie es auch Rosen für *Hyacinthus* beschrieben hat. Sie werden von einer sehr dünnen plasmatischen besonderen Haut überzogen, die das Stroma der Leukoplaste vorstellt. In den jüngsten Zellen sind die Stärkekörner sehr klein, punktförmig, wachsen jedoch allmählich mit dem zunehmenden Alter der Zellen heran (Fig. 10). Die grössten Körner findet man in der vorletzten Etage, wo jedoch dieselben

meist nicht mehr durch den Einfluss der Schwere direct in ihrer Lage beeinflusst werden. Sie liegen hier im Plasma unregelmässig vertheilt.

Die Grösse der Stärkekörner beträgt in den mittleren Etagen der Columella 1,2 μ, meist 2 μ, jedoch auch 2,5 und 2,7 μ, in den älteren Etagen 3,1—3,9 μ, in der vorletzten Etage auch 5,7 μ. Es sind hier jedoch nur vereinzelte Stärkekörner so gross. In der äussersten Schicht verschwinden die Körner oder sind nur hie und da vorhanden. Merkwürdig ist das Verhalten der Zellkerne. Dieselben liegen, wenn sich die Wurzel in der positiv geotropischen Ruhelage befindet, immer im physikalisch oberen Theile der Zellen, meist dicht der äusseren plasmatischen Hautschicht angepresst (Fig. 10). In den äusseren Zellreihen der Columella sind sie gewöhnlich ein wenig nach aussen verschoben. In den jüngsten Zellen der Columella nehmen die Kerne ihr Centrum ein, in den ältesten sowie in den seitlichen Partien der Haube sind sie nicht streng regelmässig gelegen.

An einem Querschnitt lässt sich feststellen, dass in einer Zelle der mittleren Columellaetage eine Schicht durchschnittlich von 13 Stärkekörnern gebildet wird. Da nun meist die Körner in zwei übereinander liegenden Schichten zu treffen sind, so giebt es in einer Zelle ungefähr 26 Körner und da dieselben in 216 Zellen vorkommen, so lässt sich die Zahl der Stärkekörner etwa auf 5616 feststellen. Dieselben nehmen in Bezug auf die Schwerkraftrichtung eine bestimmte Lage ein, ebenso die Zellkerne. Somit giebt es in der Wurzelhaube ungefähr 5832 Körperchen, deren Lage in Bezug auf die Schwerkraftrichtung eine ganz bestimmte ist. Der Haubentheil, an welchen diese Körperchen beschränkt sind, hat ungefähr die Form eines abgestutzten Kegels, dessen obere Grundfläche etwa vom Dermatocalyptrogen, die untere von der dritten Etage der Columella gebildet wird. Seine Höhe beträgt bei den (relativen Haupt-) Adventivwurzeln etwa 0,11 mm, sein mittlerer Durchschnitt 0,13 mm.

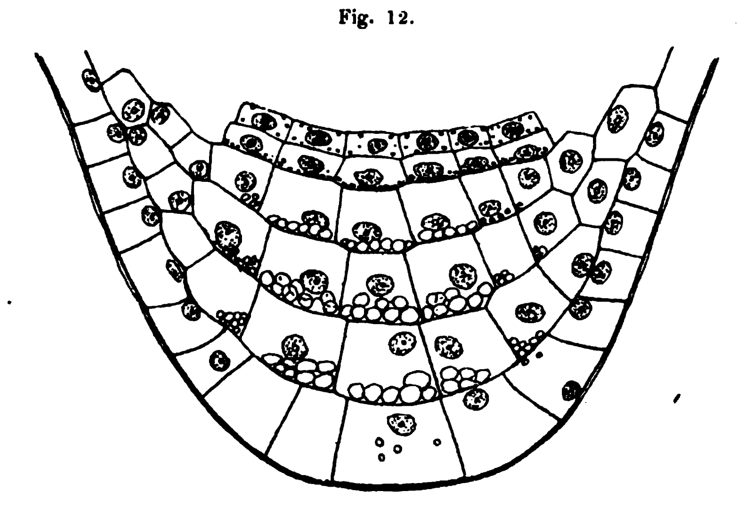
Die Seitenwurzeln besitzen eine kleinere Columella und auch die Anzahl der die Körperchen enthaltenden Zellen ist eine kleinere. Fig. 12 stellt einen medianen Längsschnitt durch eine Seitenwurzel ersten Grades vor. Dieselbe ist im diffusen Licht gewachsen und war vollständig positiv geotropisch.

Die Columella wird von drei Zellreihen gebildet, die drei Etagen bilden, in denen grosse Stärkekörner im physikalisch unteren

Theile der Zellen sich befinden. Dazu kommt noch eine jüngere Schicht, in welcher die Stärkekörner noch winzig sind, dennoch jedoch schon sinken. Im Dermatocalyptrogen sind die winzigen Leukoplaste diffus in den Zellen vertheilt. Ausserdem sind die direct an die Columella angrenzenden Zellen regelmässig mit Stärkekörnern versehen, die sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten. Bemerkenswerth ist nun, dass die Kerne meist direct den Stärkekörnern anliegen, also sich ebenfalls wie specifisch schwerere Körperchen verhalten.

In der äussersten Zellschicht der Haube liegen die Kerne den inneren Wänden an und zwar ganz regelmässig, so dass, wie aus

Fig. 12.



Medianer Längsschnitt durch die Haube einer Seitenwurzel erster Ordnung von *Roripa amphibia* (Reich., Obj. 8, Oc. 2).

Fig. 12 zu ersehen ist, nicht an eine Zufälligkeit zu denken ist. Durch Combination von Quer- und Längsschnitten habe ich die Zahl der mit sinkenden Körperchen versehenen Zellen auf etwa 92 festgestellt[1]).

1) Häufig ist in den Zellen der äussersten oder auch in der vorletzten Haubenschicht, die sich eben ablöst, der Kern der inneren Zellwand angepresst, wie das auch in Fig. 10 deutlich zu ersehen ist. Ich meine, dass diese Lage als eine traumatrope bezeichnet werden kann. Die Trennung der äussersten Zellschicht von der Haube wirkt gewissermassen als Verwundung ein und die Kerne bewegen sich zur Wundfläche hin (Tangl, Nestler). Es ist dies eine bei typischen Wurzeln sehr verbreitete Erscheinung. Ebenso eine Structurveränderung der Kerne, welche wohl der von Longo für die Pflanzen festgestellten Pyknosis entspricht.

Dass die Lage der Kerne und Stärkekörner mit der Schwerkraftrichtung zusammenhängt, lässt sich einfach dadurch beweisen, dass durch die Aenderung der Organachse zu derselben auch die Körperchen zur Aenderung ihrer Lage gebracht werden. Wird z. B. eine Wurzel umgekehrt mit der Spitze aufwärts gestellt, so fallen die Stärkekörner schon in 15 Minuten auf die neue physikalisch untere, morphologisch obere Zellwand über. Der Kern hat sich unterdessen von dieser Wand schon entfernt, er steigt jedoch bis zur neuen physikalisch oberen (morphologisch unteren) Zellwand erst etwa nach weiteren 15 Minuten auf. Bei den Wurzeln, wo der Kern ebenfalls in die physikalisch unteren Theile der Zellen sinkt, wie in den Seitenwurzeln von *Roripa amphibia*, bewegt sich der Kern ebenfalls langsamer als die Stärkekörner. Diese erreichen früher die untere Wand und der Kern sinkt dann auf die Stärkekörner; man findet ihn daher immer auf den Stärkekörnern. Die Stärkekörner verhalten sich also genau so, wie specifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit. Sie füllen immer genau die untersten Zelltheile aus, wenn also die Zellachse schief gegen die Schwerkraftrichtung orientirt ist, füllen sie die Ecken aus, wie das gut in den Δ-Zellen zu sehen ist (Fig. 10). Die schiefen Stellungen der Wurzeln gegen die Schwerkraftrichtung finden in der Lage der Körner einen genauen Ausdruck, auch wenn es sich um ganz winzige Winkel handelt[1]).

Die Kerne verhalten sich in gewissen Wurzeln ebenso wie die Stärkekörner, in anderen wie specifisch leichtere Körperchen. Sie haften jedoch oft an der Zellwand, bevor sie die höchste erreichbare Stelle des Zellraumes erreicht haben, nicht selten führen sie jedoch auch tadellos die „negativ geotaktischen" Bewegungen aus.

Es scheint auf den ersten Blick unzweifelhaft zu sein, dass die Stärkekörner und Kerne passive physikalische Bewegungen ausführen; die Sachen könnten sich jedoch auch anders verhalten. In den Bewegungen der Kerne und Stärkekörner könnte es sich um active, geotaktische Orientirungsbewegungen der Leukoplaste und Kerne, resp. des Zellplasmas handeln. Zwar sind geotaktische Richtungsbewegungen des Cytoplasmas und der Zellorgane nicht bekannt, ihre Möglichkeit ist jedoch nicht ausgeschlossen, da sonst durch andere Reize Richtungsbewegungen im Zellinneren häufig ausgelöst werden. Heine scheint thatsächlich die Kernbewegungen

1) Haberlandt hat dasselbe in der Stärkescheide von *Tradescantia* beobachtet.

in den Zellen der Stärkescheide von *Phaseolus* als active erklären zu wollen, da er sie als negativ geotaktische bezeichnet hat. Wir werden jedoch später beweisen, dass es sich in der That um rein physikalische passive Bewegungen handelt. Ich will hier noch kurz einige anders gebaute Wurzelhauben in Bezug auf die überfallenden Stärkekörner und Kerne beschreiben.

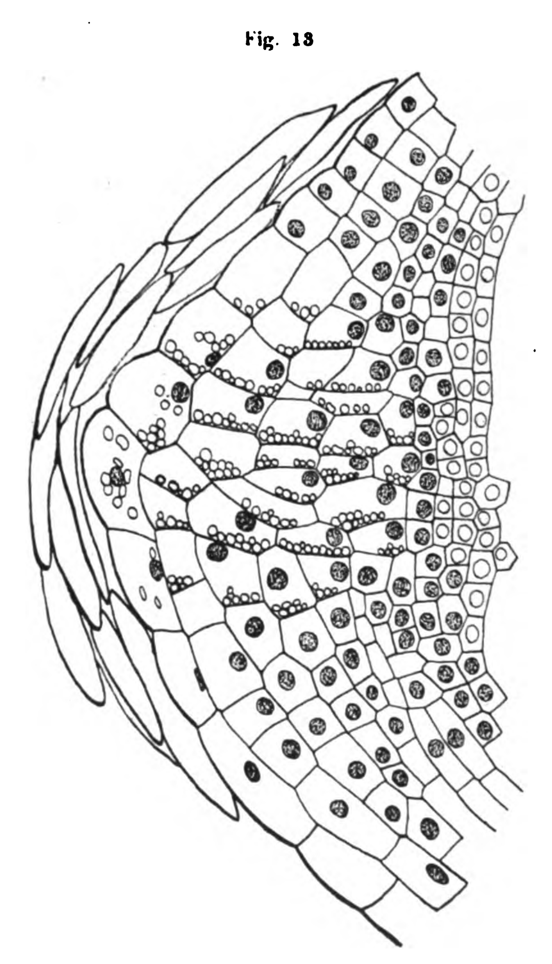
Die Wurzeln von *Equisetum arvense* besitzen immer eine vierschneidige Terminalzelle, die von derselben gebildeten äusseren Segmente fallen der Wurzelhaube zu. Dieselben theilen sich sowohl periklinal als auch antiklinal. Durch die periklinalen Theilungen, die auf den axialen Theil der Haube beschränkt bleiben, wird auch hier eine Columella gebildet. Die Stärkekörner sind nicht nur in der Columella, sondern auch in den peripheren anliegenden, ja auch in den äussersten Zellschichten vorhanden.

In den drei jüngsten Haubensegmenten fehlt die Stärke, im vierten Segmente tritt sie gewöhnlich bloss in der unteren Zellschicht auf. Die Haube ist gewöhnlich aus sieben Segmenten zusammengesetzt, es enthält jedoch nur etwa die Hälfte derselben die Stärkekörner, die sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten. Der die Stärkekörner führende Theil der Haube ist am Medianschnitt 0,2—0,23 mm lang, 0,1—0,18 mm breit, was von der Wurzeldicke abhängt. Dünne Wurzeln haben schmale und lange Hauben, dickere besitzen relativ breite und kurze Hauben. Die die überfallenden Stärkekörner enthaltenden Zellen bilden sechs übereinander liegende Etagen, quer giebt es 6—7 solche Zellen nebeneinander. Bei positiv geotropisch wachsenden Wurzeln befinden sich die Stärkekörner immer im physikalisch unteren Theile der Zellen. Der Kern liegt oben auf demselben. In den peripher liegenden Zellen füllen die Stärkekörner mehr als die Hälfte des Zellenraumes aus, sodass es nicht sicher ist, ob der Kern sich als specifisch schwereres Körperchen verhält. Hingegen füllen die Körner in der Columella nur etwa ein Drittel des Zellraumes aus und da der Kern nach Umkehrung der Wurzeln immer auf die Stärkekörner sinkt, kann er vorläufig ebenfalls als specifisch schwererer Körper betrachtet werden.

Die Wurzeln von *Aspidium decussatum* sind mit einer Scheitelzelle versehen, welche in ähnlicher Weise wie bei *Equisetum* einzelne Segmente für die Haube abgiebt. Die Segmente theilen sich zunächst antiklinal, nur in den zwei äussersten Segmenten habe ich auch periklinale Theilungen gesehen. Die Stärke ist in den vier

älteren Segmenten vorhanden. An einem Medianschnitt enthalten die Stärkekörner im vierten Segmente 8 Zellen, im fünften 10, im sechsten 13, im siebenten ebenfalls 13 Zellen. Die Grösse der Stärkekörner beträgt 3—5,5 μ, in einer Zelle sieht man am Längsschnitt 8—11 solche Körner. Der Kern nimmt die Mitte des Zellinneren ein und er liegt nicht immer den Stärkekörnern an. Seine Lage wird daher nicht direct durch die Schwerkraft bestimmt.

Fig. 13



Medianer verticaler Längsschnitt durch eine Luftwurzel von *Brosimum microcarpum*, die fast horizontal gewachsen ist.

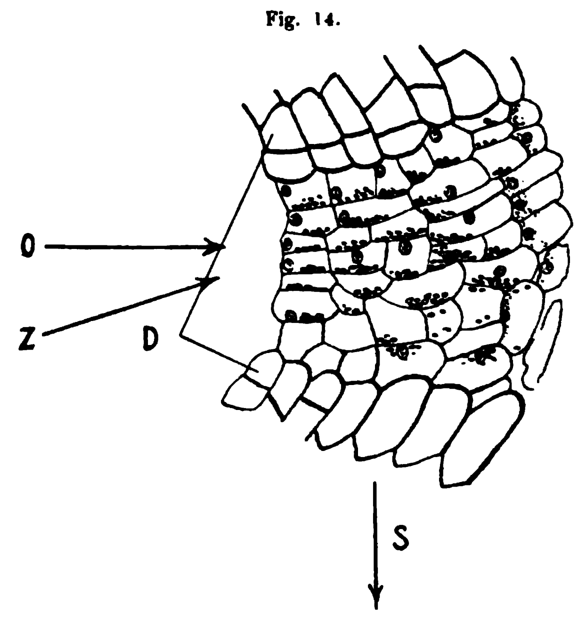
Bei den phanerogamen Pflanzen ist die Stärke meist nur in der sog. Columella, wie wir sie schon bei *Roripa* beschrieben haben, vorhanden, gewöhnlich noch in den die Columella direct umgebenden Deltazellen. Die Columella ist allerdings nicht überall so deutlich entwickelt, wie bei einigen Coniferen oder Cruciferen, immer lässt sich jedoch bei typischen Wurzeln eine Partie von besonderen, gestreckten, axil gelegenen Zellen in der Haube feststellen, in welchen sich eben Stärkekörner nachweisen lassen, die sich wie specifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit verhalten. Bei Wurzeln, die ein besonderes Calyptrogen oder ein Dermatocalyptrogen besitzen, auch bei den mit einem sog. Transversalmeristem versehenen Wurzeln ist der Zellencomplex, welcher durch die erwähnten Stärkekörner

charakterisirt ist, bloss auf die Haube beschränkt. Wo jedoch die Initialzellen für den Wurzelkörper und die Calyptra einen unregelmässigen Zellencomplex am Vegetationspunkt bilden, kann es Zellen mit Stärkekörnern auch noch im eigentlichen Wurzelkörper geben, ja die Columella ist gewissermassen bis in das Plerom verlängert. So fand ich es z. B. bei einigen Wurzeln von *Cucurbita pepo* und *melopepo*, ebenso auch in Adventivwurzeln von *Brosimum microcarpum* (Fig. 13). Die Zahl und Form der die überfallenden Stärkekörner enthaltenden Zellen variirt sehr nach der Mächtigkeit der Wurzel, ihrem Entwickelungszustande und morphologischem Charakter. So beträgt die Zahl dieser Zellen bei *Roripa amphibia* in den Adventivwurzeln etwa 216 Zellen, in den Seitenwurzeln ersten Grades jedoch nur etwa 96. In den Luftwurzeln von *Monstera deliciosa*, die aus relativ kleinen Zellen zusammengesetzt sind, giebt es in der Wurzelhaube etwa 1800—1900 Zellen, die mit überfallenden Stärkekörnern versehen sind. Die Zellengruppe bildet eine auffallende axil in der Haube liegende Partie. Sie besteht aus 21 Etagen, von denen jede aus 90—95 Zellen gebildet wird. Da jede Zelle 12—17, meist 14 Stärkekörner enthält, so giebt es in der ganzen Partie etwa 27000 Stärkekörner, die sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten.

Gewöhnlich hebt sich die solche Stärkekörner enthaltende Zellgruppe scharf vom übrigen Haubengewebe ab und zwar schon an einfachen, mit Jodtinctur behandelten Längsschnitten. An tingirten Präparaten überrascht oft diese Gruppe durch ihre Selbstständigkeit, denn die Zellen verhalten sich den Fixirungsflüssigkeiten oder den Farbstoffen gegenüber ganz anders, als die übrigen Haubenzellen. So z. B. in den Haubenwurzeln von *Brosimum microcarpum*. Die Columella ist hier sehr auffallend entwickelt, da sie aus fast parallelen Reihen langgestreckter, niedriger Zellen besteht (Fig. 13), deren Plasma sehr hell, ungefärbt im Vergleiche mit den die Columella umgebenden Zellen aussieht (Fig. 14, *D*). An mit Pikrineisessigschwefelsäure fixirten Wurzeln, die dann mit Paracarmin durchfärbt wurden, erschienen diese Partien dicht mit einer braunen oder gelblichbraunen Substanz erfüllt, die den Columellazellen vollständig fehlt. Diese erscheint daher schon bei sehr schwachen Vergrösserungen als eine helle, axil in der Haube gelegene Partie. Bemerkenswerth ist der Umstand, dass die äusseren Zellen der Columella dieselbe Substanz enthalten. Die Stärkekörner werden in derselben jedoch nicht von der Schwerkraft direct

in ihrer Lage bestimmt, vielmehr sind sie unregelmässig in der Zelle vertheilt (Fig. 13). Auch hier bemerkt man, dass die Kerne in den sich eben zur Ablösung anschickenden äusseren Haubenzellen der inneren Zellwand sich anlegen (Fig. 13), an einigen Wurzeln liess sich auch eine deutliche Plasmaansammlung an den inneren Zellwänden beobachten (Fig. 14), und es ist kein Zweifel, dass hierin traumatrope Umlagerungen der Kerne und des Protoplasmas vorliegen.

Fig. 14.



Medianer verticaler Längsschnitt durch eine horizontal wachsende Wurzel von *Brosimum microcarpum*.
O = Organachse, Z = Richtung der Zellenanordnung im perceptorischen Haubentheile, S = Schwerkraftrichtung (Reich. Obj. 8, Oc. 2).

In den Zellen der Columella befinden sich bei den meisten Wurzeln die Kerne im physikalisch oberen Theile, meist der oberen Zellwand dicht angedrückt (Fig. 13, 14), man könnte sie deshalb mit Heine als negativ geotaktisch bezeichnen. Hingegen giebt es Wurzeln derselben morphologischen Dignität, in deren Columella alle Kerne den Stärkekörnern anliegen, wie das Fig. 27 zeigt. Wir begegnen hier also derselben Erscheinung wie bei *Roripa amphibia*. Die Kerne verhalten sich in einigen Wurzeln wie specifisch schwerere, in anderen wie specifisch leichtere Körperchen in einer Flüssigkeit.

Merkwürdig ist ein Fall, den ich in der Wurzelhaube der Keimwurzeln von *Lotus corniculatus* beobachtet habe. Im oberen Theile der axilen Haubenzellen verhielten sich die Kerne wie specifisch leichtere Körperchen, sie waren nämlich immer im physikalisch oberen Theile der Zellen zu sehen, im unteren Theile der Haube dagegen waren sie constant in der unteren Hälfte des Zellraumes zu constatiren. Sie lagen hier an den Stärkekörnern und verhielten sich auch bei der Umkehrung der Wurzel wie specifisch schwerere Körper. Die Ursache davon lässt sich wahrscheinlich in der Veränderung des specifischen Gewichtes des Zellkernes suchen. Derselbe wird nämlich in den älteren Haubenzellen dichter, homogener und tingirt sich intensiver, in den äussersten Zellen macht er denselben Process durch, den Longo[1]) nach Beispiel der Zoohistologen als Pyknosis bezeichnet hat. Dass das Plasma in den Zellen der unteren Haubenschichten nicht dünnflüssiger oder specifisch leichter ist als in den oberen Haubenzellen, beweist der Umstand, dass nach Umkehrung der Wurzel zuerst die Stärkekörner in den Zellen des oberen Haubentheiles ihre neue Ruhelage einnehmen und erst später in den unteren Haubenschichten, wo sich der Kern wie ein specifisch schwereres Körperchen verhält.

Um die Verhältnisse nicht ausführlich beschreiben zu müssen, habe ich die Beobachtungen in einer Tabelle zusammengestellt, wo man in der ersten Reihe die Pflanzennamen findet, in der zweiten (A) die Zahl der Etagen angegeben wird, aus welchen der uns interessirende Zellencomplex besteht, in der dritten (B) die Zahl der Zellen, welche man an einem medianen Längsschnitt in einer Etage findet (im Durchschnitt), in der Colonne C die durchschnittliche Grösse der Stärkekörner in μ, in D die Zahl der Stärkekörner einer Zelle am Längsschnitt. In der Colonne E ist die Lage des Zellkernes angegeben und zwar bedeutet —, dass der Kern immer im physikalisch oberen, + im physikalisch unteren Theile der Zelle liegt, und 0 dass er keine regelmässige Lage in Bezug auf die Schwerkraft einnimmt.

Man sieht aus der umstehenden Tabelle, dass die Zahl der Zellen, welche mit sinkenden oder aufsteigenden Körperchen versehen sind, je nach den Arten sehr variirt. Sie ist im Allgemeinen grösser bei Pflanzen, deren Zellen klein sind, kleiner, deren

1) B. Longo, in Ann. del R. Ist. Bot. di Roma, Vol. IX.

Gewebe grosszellig ist. Aehnliches gilt von der Zahl der Stärkekörner. Je grösser dieselben sind, desto kleiner ist ihre Zahl in einer Zelle und umgekehrt. Ihre Zahl und Grösse variirt jedoch auch nach dem Alter der Wurzel sowie nach den äusseren Lebensbedingungen und zwar auch bei einer und derselben Art. Ich fand bei *Oryza sativa* alte Zellen, die in ihrer Haube kein einziges Stärkekorn zeigten, obzwar die jüngeren üppig wachsenden und geotropisch prompt reagirenden Wurzeln immer Stärke in der Haube besitzen. Wurzeln, welche bei höheren Temperaturen

	A	B	C (in μ)	D	E
Equisetum arvense	6	4—6	4,4—7,2		+
Aspidium decussatum	4	8, 10, 13, 13	3,1—5,5	8—11	0 (+)
Ceratopteris thalictroides . . .	3	2, 3, 4			—
Ceratozamia robusta	9	8	1,8—2	14—15	—
Hyacinthus orientalis	7	7	2,6—4	9—10	—
Allium cepa	10	6		—	—
Canna indica	13	8	1,8—2	14—15	—
Panicum miliaceum	8	8			—
Casuarina equisetifolia	12	5	2—2,3	9—11	—
Alnus glutinosa					—
Salix viminalis	5	4			—
Brosimum macrocarpum . . .	5	6—7			— (+)
Roripa amphibia	6	6	2,5—2,7	4—6	— (+)
Vicia faba	11	9	2,6—3,4	9—10	+ (—)
Phaseolus multiflorus	13	14	2,3—3,9	10—13	—
Pisum sativum	11	10	2,3—3,3	10—11	—
Lotus corniculatus					— +
Monesis uniflora	3	3—4	5,2—7	3—4	
Cucurbita pepo	12	10			—
Solanum tuberosum	9	6			—
Helianthus annuus	7	5	2,6—3,1	7—9	—

wachsen, besitzen kleinere und oft in geringer Anzahl vorhandene Stärkekörner, hingegen sind die Hauben von Wurzeln, die man bei relativ niedrigen Temperaturen kultivirt, sehr stärkereich, die Körner sind auch grösser.

Wie aus der letzten Colonne zu ersehen ist, verhalten sich die Kerne bei den meisten daraufhin untersuchten Pflanzen wie specifisch leichtere Körperchen in einer Flüssigkeit, d. h. man trifft dieselben immer im physikalisch oberen Theile der Zellen. Seltener sind die Fälle, wo sich die Kerne umgekehrt verhalten und noch seltener nimmt der Kern das Centrum des Zellinnern ein, d. h. er

unterliegt in seiner Lage nicht direct der Schwerkraftrichtung. Entweder ist da der Kern specifisch gleich schwer, wie das Protoplasma, oder er hält sich activ in der Mitte der Zelle, obzwar er in seiner specifischen Schwere von derjenigen des Protoplasmas abweicht.

Hier sei noch des Verhaltens der Wurzeln von *Azolla caroliniana* gedacht. Solange diese Wurzeln eine meristematische oder intensiv wachsende Spitze besitzen, ist dieselbe mit einer typischen Haube versehen. Es lassen sich in derselben, besonders in der äusseren Zellschicht, Stärkekörner feststellen, welche immer den physikalisch unteren Theil der Zelle einnehmen, wogegen der Kern in den oberen steigt und der oberen Zellwand dicht anliegt.

Fig. 15.



Aus dem Plerom der Wurzelspitze von *Equisetum arvense.* Die Wurzel ist schief gewachsen.

Später wird, wie Westermaier und Ambronn[1]) gezeigt haben, die Haube abgeworfen. Ich konnte dann in den Wurzeln keine Zellen mehr finden, in denen sich Körperchen wie specifisch schwerere oder leichtere verhalten würden.

Ganz merkwürdige Verhältnisse trifft man in den Wurzeln von *Equisetum arvense.* Ich habe schon darauf hingewiesen, dass sich in den Haubenzellen hier zahlreiche Stärkekörner im physikalisch unteren Theil der Zellen befinden, ebenso, dass sich die Kerne wie specifisch schwerere Körperchen verhalten. Nun giebt es ebensolche Zellen auch hinter dem Vegetationspunkt im mittleren Periblem. Auch hier enthalten die Zell-

1) Westermaier und Ambronn, Ueber eine biologische Eigenthümlichkeit der *Azolla caroliniana.* Verh. d. botan. Ver. d. Prov. Brandbg. 1880.

reihen sinkende Stärkekörner, ähnlich wie dies für *Trianea* nachgewiesen werden soll. Bekanntlich giebt es in der Wurzel von *Equisetum* 9 längsverlaufende schizogene grosse Intercellularräume und es ist auffallend, dass eben je eine Zellreihe, welche die radiale Wand, die die einzelnen Räume trennt, bildet, specifisch schwerere Stärkekörner zeigt. Die specifisch schwerere Stärkekörner enthaltenden Zellen beginnen in einer Entfernung von etwa 0,5 bis 0,51 mm vom Vegetationspunkt und reichen je nach der Mächtigkeit der Wurzeln bis in eine Entfernung von 1,1 mm (bei einer 0,26 mm dicken Wurzel) bis 1,49 mm (bei einer 0,32 mm dicken Wurzel). Eine Reihe enthält 22—36 hintereinander stehende Zellen, die immer Stärkekörner in ihrem physikalisch unteren Theile aufweisen, auch wenn die Wurzeln mit der Schwerkraftrichtung einen relativ kleinen Winkel schliessen (10°). Vor und hinter der Zone dieser Zellen liegen die Stärkekörner diffus oder regellos im Zellraume. In denjenigen Zellen, welche wie specifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit sich verhaltende Stärkekörner enthalten, ist auch der Kern ganz regelmässig im physikalisch unteren Theile zu finden, er liegt jedoch den Stärkekörnern an (Fig. 15). Theilt sich eine dieser Zellen, so nimmt der Kern ungefähr das Centrum des Zellraumes ein, die Stärkekörner vertheilen sich diffus im Cytoplasma. Die Tochterkerne verhalten sich wie specifisch schwerere Körperchen erst nach ihrer Reconstruction und nach der vollständigen Ausbildung der Scheidewand. In den jüngeren und älteren Zellen dieser Reihen nimmt der Kern das Centrum des Zellinnern ein.

Bei *Equisetum* sind mehrere Umstände wichtig. Erstens dass nicht alle Zellen desselben Alters die Fähigkeit haben, die erwähnten Eigenschaften herauszubilden, unter denen die vorhandenen specifisch schwereren Körperchen passiv wie in einer leblosen Flüssigkeit sich verhalten, denn nur jene, die radialen Wände der Intercellularräume bildenden Zellen haben im eigentlichen Wurzelkörper diese Fähigkeit; weiter dass nur in einer bestimmten Zone solche Zellen auftreten, vor und hinter welcher sie sich anders verhalten, schliesslich dass in sich theilenden Zellen das Plasma ganz andere Eigenschaften annimmt, unter denen die Stärkekörner sich diffus in der Zelle verbreiten und die Kerne ihr Centrum einnehmen.

III. Atypische Wurzeln und andere Pflanzenorgane.

Es giebt Wurzeln, die einer Wurzelhaube entbehren, und es müssen die specifisch schwerere Körperchen enthaltenden Zellen, wenn sie in solchen Wurzeln überhaupt vorkommen, natürlich eine andere Lage haben, als in Wurzeln, die eine Haube besitzen. Ich habe derartige Wurzeln bisher nicht untersucht, hingegen habe ich Wurzeln gefunden, die in ihrer Haube normaler Weise keine sinkenden Stärkekörner besitzen.

Es sind dies zunächst die Wurzeln von *Selaginella Martensii*. Diese Art gehört zu derjenigen Selaginellengruppe, welche durch den Besitz einer Terminalzelle in der Wurzel ausgezeichnet ist. Die Haube wird von drei bis vier Segmenten gebildet. Ich konnte in diesen Segmenten bisher keine Spur von Stärke entdecken und auch keine anderen Körperchen, die die physikalisch oberen oder unteren Theile der Zellen einnehmen würden. Dagegen habe ich constant Stärke in dem inneren Periblem (in 1—2 Schichten) gefunden und es lässt sich durch Umkehrung der Wurzeln feststellen, dass sich dieselbe wie specifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit verhält. Solche Zellen beginnen 0,13—0,16 mm vom Vegetationspunkt entfernt, und die ganze Partie, welche solche Zellen enthält, ist 0,27—0,34 mm lang.

Auch in der Haube der Wurzeln[1]) von *Trianea bogotensis* giebt es keine Stärkekörner und überhaupt keine Körperchen, die sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten würden. Es giebt zwar in den Haubenzellen Chlorophyllkörper, dieselben unterliegen jedoch in ihrer Lage nicht direct der Schwerkraftrichtung.

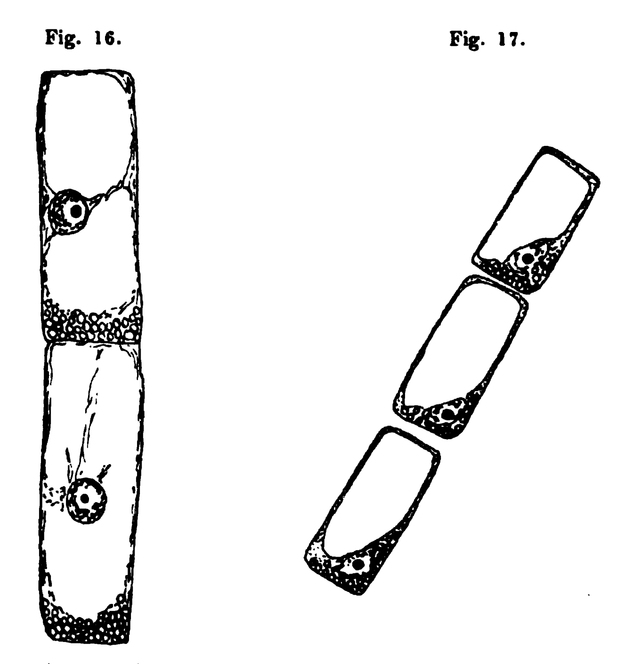
Man findet in den Wurzeln dieser Pflanze jedoch constant Stärkekörner, die sich wie specifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit verhalten, in der inneren Periblemschicht. Die Lage dieser Körperchen, welche natürlich in einem Amyloplast liegen[2]), wird direct von der Schwerkraftrichtung bestimmt, wie das durch Lageveränderungen der Wurzeln leicht zu beweisen ist. In ihrer Anordnung spiegeln sich auch sehr kleine Abweichungen der Wurzeln von der Lothlinie ab. Die Kerne verhalten sich in den jüngsten Theilen der diese Körperchen enthaltenden Wurzelspitze

1) Ich mache keinen Unterschied zwischen Haube und Wurzeltasche.

2) Ich konnte nicht entscheiden, ob diese Amyloplaste Chlorophyll enthalten oder nicht.

ebenso wie specifisch schwerere Körperchen, sie liegen nämlich entweder direct auf den Stärkekörnern oder werden von denselben umgeben (Fig. 16). In den älteren Theilen der Wurzelspitze nimmt jedoch der Kern die Mitte des Zellinneren ein (Fig. 17). Bekanntlich variirt bei *Trianea* sowohl die Dicke der Wurzeln als auch die Länge ihrer meristematischen und krümmungsfähigen Partie. Demnach variirt auch die Länge der die sinkenden Stärkekörner enthaltenden Partie. Sie beginnt 0,7—1,1 mm hinter dem Vegetationspunkt und ist 1,2—2,5 mm lang (oft jedoch noch länger).

Fig. 16. Fig. 17.



Aus dem Plerom der Wurzelspitze von *Trianea bogotensis*.
Fig. 16: 1,9 mm, Fig. 17: 3 mm vom Vegetationspunkt entfernt.
Fig. 16 aus einer schief wachsenden Wurzel.

Die geotropischen Krümmungen der Wurzeln sind definitiv immer oberhalb dieser Partie localisirt. Ausdrücklich sei hier bemerkt, dass ich bisher bei keiner Wurzel excl. Equisetum, die die betreffenden Zellen in der Haube besitzt, solche gleichzeitig auch im eigentlichen Wurzelkörper gefunden habe, obzwar dies nicht unmöglich ist. Bei verschiedenen Pflanzen kommen Wurzeln vor, welche durch parasitische oder symbiontische Organismen deformirt wurden. So lange dieselben jedoch geotropisch krümmungsfähig sind und eine Haube besitzen, lässt sich in denselben sinkende Stärke feststellen.

In den kurzen Saugwurzeln von *Pirola rotundifolia*, die schon früh nach ihrer Anlage durch eine ecto- und endotrophe Mycorrhiza verpilzen und später keulenförmig anschwellen, fand ich keine überfallenden Stärkekörner in der Haube. Diese Wurzeln reagiren jedoch nicht merklich auf den Schwerkraftreiz und sie nehmen im Boden die verschiedensten Stellungen ein.

Die merkwürdigen kurzen, dichotomisch sich verästelnden Wurzeln der Cycadeen[1]), welche an den langen Triebwurzeln am Licht entstehen, reagiren, soweit ich feststellen konnte, nicht geotropisch. In ihrer Haube findet man auch keine Stärke, die sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten würde. Ich habe solche Wurzeln an *Ceratozamia robusta* und *fuscata* untersucht. Hingegen ist in den Hauben normaler Triebwurzeln reichlich sinkende Stärke vorhanden.

Ebenso enthalten die Bakterienknöllchen der Leguminosen, welche ich untersucht habe (*Pisum sativum*, *Vicia hirsuta*, *Medicago lupulina* u. s. w.), keine überfallende Stärke. Dieselbe fehlt auch den warzenförmigen Gebilden an den Wurzeln von *Podocarpus chinensis*.

Sowohl in Stengeln als auch in Blättern der Gefässpflanzen lassen sich überall, wo diese Organe den geotropischen Reiz zu percipiren vermögen, analoge Zellen feststellen, in denen sich die Stärkekörner oder andere Substanzen wie specifisch schwerere Körperchen verhalten. Dieselben sind meist auf die Stärkescheide beschränkt, wo dieselben schon Unger, Dehnecke und Heine gesehen haben. Doch giebt es auch Fälle, wo das Grundparenchym aus Zellen besteht, in welchen sich Stärkekörner wie specifisch schwerere Körperchen verhalten, so z. B. in den Blättern von *Aspidium filix mas* und in den Blüthenstielen von *Lilium Martagon*.

Die Stärkescheide, zuerst von Sachs so bezeichnet, ist bei zahlreichen Pflanzen nur in den jugendlichen Organen als solche typisch entwickelt und ihre Function war bisher nicht ganz sichergestellt. Sachs betrachtete dieselbe als eine Leitungsbahn, Heine[2]) hat jedoch gezeigt, dass diese Deutung nicht zutreffend ist. Er erblickte in derselben ein für die Entwickelung der Bastbündel

---

1) J. Reinke, Morphologische Abhandlungen, Leipzig, 1873.

2) Heine, l. c.

und Sclerenchymscheiden bestimmtes Speichergewebe[1]). Haberlandt (l. c.) hat es jedoch wahrscheinlich gemacht, dass diese Function nur eine secundäre sein wird, dass ihre Hauptfunction eine andere sein muss. Da Haberlandt die Beschaffenheit und auch die Verbreitung der die sinkenden Stärkekörner enthaltenden Zellen in seiner eben angeführten Arbeit für einige Pflanzen treffend beschrieben hat, werde ich mich hier in meiner Schilderung möglichst kurz halten.

In den Stengeln der Keimpflanzen von *Pisum sativum* reichen die uns interessirenden Zellen in den Stärkescheiden der Gefässbündel fast bis zum Scheitel der Nutationskrümmung, basalwärts bis etwa in die Hälfte der geotropisch krümmungsfähigen Partie, oft jedoch bis zu dieser Zone, sodass die krümmungsfähige Zone gar keine Zellen mit specifisch schwereren Stärkekörnern enthält. Die Stärke verschwindet jedoch basalwärts in den Scheidenzellen nicht plötzlich, sondern allmählich, die Stärkekörner sind jedoch diffus oder unregelmässig in den Zellen verbreitet, meist den Zellwänden anliegend und unterliegen, obzwar sie dieselbe Grösse haben können, wie diejenigen der oberen Stengeltheile, nicht dem directen Einfluss der Schwerkraft. Wenn Schimper (l. c.) der Meinung war, dass die Stärkebildner, sobald sie sich von der Stärkesubstanz befreien, sich diffus in der Zelle vertheilen, so gilt dies nicht überall, denn sie können dies viel früher, noch mit Stärke beladen, thun.

Tradescantia zebrina enthält Stärkekörner in den Stengeln reichlich in den Internodien, und zwar sowohl in der Rinde, als auch im Mark und der Stärkescheide. In der Rinde sind die Körner klein, grösser im Mark, oft noch grösser in der Stärkescheide. In der Stärkescheide befinden sie sich im Basaltheile des Internodiums genau in den physikalisch unteren Theilen der Zellen. Das gilt jedoch nur für die basale Internodialhälfte, seltener für die unteren drei Fünftel des Internodiums. In der Stärkescheide des oberen Internodialtheiles ist die Stärke regellos vertheilt.

In den Stengeln von *Polygonum bistorta* giebt es dicht über dem Knoten (1,2—2 mm) keine Stärke in der Scheide, in dem angeschwollenen weiteren Theile ist jedoch in derselben reichlich Stärke vorhanden, die sich immer prompt im physikalisch unteren Theile der Zellen ansammelt. Die ganze, solche Stärke enthaltende

1) Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, p. 351.

Zone ist 3—3,5 cm (in einem mittleren 12—17 cm langen Internodium). Dann folgt eine Zone, wo die Scheidenzellen eine regellos vertheilte Stärke enthalten, unter dem Knoten enthält die Scheide überhaupt keine Stärke. *Polygonum amphibium* enthält jedoch auch in den Markzellen sinkende Stärkekörner.

Auch bei *Galium mollugo* ist die Stärkescheide an bestimmten Stellen mit Stärkekörnern versehen, welche sich wie specifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit verhalten. Solche Zellen sind jedoch nur in dem Stengel direct unter und oberhalb der Blatt- und Nebenblattinsertion vorhanden. Oberhalb der Insertion giebt es viel mehr solcher Zellen, als unter derselben, die jungen in Streckung begriffenen Internodien besitzen sie in ihrer ganzen Länge.

Auch bei den Gräsern kann man von einer Stärkescheide sprechen, denn in den geotropisch krümmungsfähigen Gelenken findet man in Parenchymzellen, welche an das Gefässbündel direct angrenzen, oder sogar in mehreren Zellschichten des Grundparenchyms Stärkekörner, die immer in den physikalisch unteren Theil der Zelle sinken. Zuweilen bilden diese Zellen keinen continuirlichen Ring um das Gefässbündel, sondern sie sind nur an einer Seite des Gefässbündels entwickelt, z. B. am Siebtheile, wie das auch Haberlandt (l. c.) beobachtet hat.

Bei den Paniceen und bei *Phragmites* fand ich Zellen mit sinkenden Stärkekörnern im Basaltheile des Internodiums selbst und zwar in einer ein wenig angeschwollenen Zone des Halmes. Beim Uebergang dieses Theiles in die höheren Theile des Halmes werden diese Zellen stärkeärmer und bald verschwindet in der Umgebung des Gefässbündels die Stärke vollständig. Bei *Phragmites communis* fand ich solche Zellen auch im Basaltheile der jüngeren Blätter. Es ist wichtig zu bemerken, dass bei den Paniceen und bei *Phragmites* die Basaltheile der Internodien selbst activ bei der geotropischen Aufwärtskrümmung thätig sind. In der Regel ist bei *Phragmites communis* der Stengel selbst krümmungsfähig, in einigen Fällen konnte ich jedoch, besonders bei jüngeren Blättern, auch eine active, selbstständige Krümmung der Basaltheile des Blattes feststellen und in diesen Fällen liess sich dann in denselben das Vorkommen der sich wie specifisch schwerere Körperchen verhaltenden Stärkekörner nachweisen.

Auch im Hypokotyl der dikotylen Keimlinge, an dem sich meist eine intensive geotropische Krümmungsfähigkeit beobachten

lässt, giebt es in der Stärkescheide solche Stärkekörner. Bei den Keimpflanzen von *Casuarina equisetifolia* und *Helianthus annuus* reichen die solche Körner enthaltenden Zellen in der Stärkescheide von der Insertion der Kotyledonen bis in die Hälfte der Zone, in welcher die geotropische Krümmung localisirt ist. Bei *Casuarina* enthält auch unter dieser Zone die Stärkescheide zahlreiche und gleich grosse Stärkekörner, dieselben sind jedoch regellos in der Zelle vertheilt.

Auch das Mesokotyl der Graskeimlinge ist geotropisch krümmungsfähig (es ist dies der zwischen der Insertion des Scutellums und der Coleoptile sich entwickelnde Theil). Im Mesokotyl selbst giebt es keine Stärkescheide, auch sonst nicht Zellen mit specifisch schwereren Körperchen. Nur in einigen Rindenzellen direct unter der Insertion der Coleoptile giebt es Zellen, in denen sich constant Stärkekörner im physikalisch unteren Theile finden lassen; ich habe dies für Keimpflanzen von *Avena sativa* und *Panicum miliaceum* feststellen können. Doch variirt die Zahl dieser Zellen, ebenso auch die Menge und Grösse der Stärkekörner in denselben. Beim Hafer habe ich beobachtet, dass ältere Keimpflanzen nur kleine und in geringer Menge vorhandene Stärkekörner in dieser Zellengruppe besitzen und es liess sich gleichzeitig damit eine schwache geotropische Reactionsfähigkeit dieser Mesokotyle beobachten.

Auch in den transversal-geotropischen Stengeln von *Ranunculus repens* enthalten die oberhalb der geotropisch reactionsfähigen Zone gelegenen Zellen der Stärkescheide Stärkekörner, die ihren physikalisch unteren Theil einnehmen.

Die sog. Wurzelträger der Selaginellen werden als blattlose Sprosse angesehen (Pfeffer) oder für haubenlose Wurzeln erklärt (Sarauw). Sie wachsen positiv geotropisch und was das Vorhandensein von Zellen mit sinkenden Körperchen betrifft, stimmen sie mit den Wurzeln überein. Ich untersuchte dieselben bei *Selaginella Martensii* und fand hier Zellen, welche Stärkekörner an der physikalisch unteren Wand zeigen im inneren Periblem hinter dem Vegetationspunkt an einer analogen Stelle, wie in den Wurzeln.

Auch die Blätter können auf die Schwerkraftrichtung reagiren und ich habe daher in ihnen das Vorkommen von Zellen mit specifisch schwereren Körperchen untersucht. Diese Zellen sind meist in der Stärkescheide des Blattstieles vorhanden, zumeist laufen sie jedoch am Mittelnerv oder an den Hauptnerven in ge-

wisser Höhe auch in die Blattspreite hinauf. Ich habe bei *Allium cepa*, *Hyacinthus orientalis*, *Canna indica*, *Crocus sativus*, *Ranunculus repens* gefunden, dass sie über der Zone liegen, in welcher die geotropische Krümmung definitiv localisirt ist, oder nur theilweise in den oberen Theil derselben reichen.

Bei den meisten Gräsern bildet das active Organ der geotropischen Krümmung die angeschwollene Blattbasis, der sog. Blattknoten. Ich fand in demselben constant sich wie specifisch schwerere Körperchen verhaltende Stärkekörner, oder Chlorophyllkörper mit eingeschlossenen Krystalloiden. Solche Stärkekörner sind auf die Stärkescheiden oder Stärkesicheln (Haberlandt) beschränkt, sie können jedoch auch über den Knoten hinauf treten, allerdings gewöhnlich nicht hoch, so z. B. bei *Lolium perenne* 4—5 mm, bei *Phalaris arundinacea* 10—13 mm weit. Bei *Lolium* enthält zwar die Stärkescheide in der Stengel- (Internodial-) basis zahlreiche Stärkekörner, dieselben sind jedoch in den Zellen regellos vertheilt. Hingegen konnte ich bei einigen Individuen von *Phalaris* auch im Stengel der Internodialbasis Stärkekörner beobachten, die je nach der Lage der Pflanze den physikalisch unteren Theil der Zellen einnahmen, bei anderen Individuen war jedoch die Stärke in diesen Zellen regellos vertheilt.

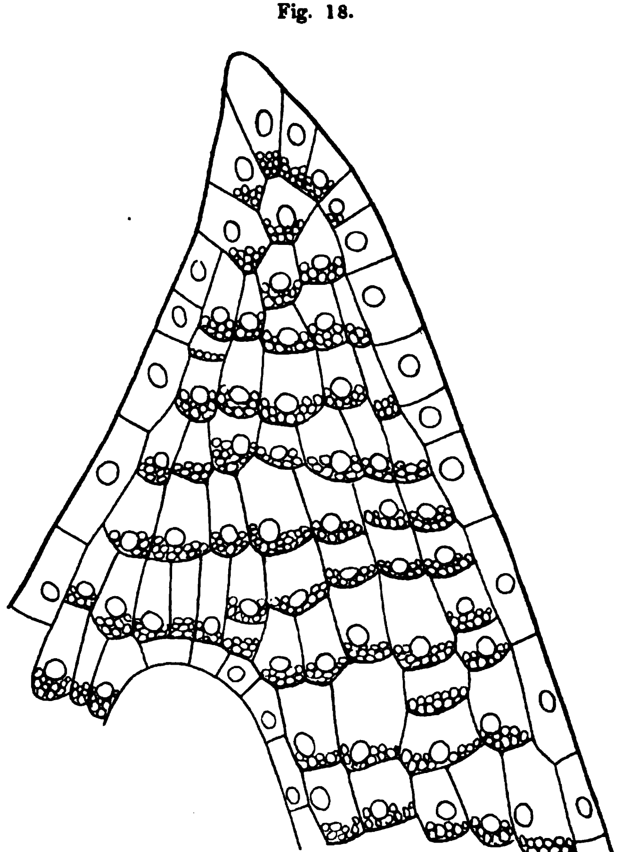
Beim Roggen *(Secale cereale)* ist solche Stärke in gleicher Menge im Blattknoten wie ein wenig höher im Stengel selbst vorhanden, obzwar es angegeben wird, dass der Stengel bei der geotropischen Aufwärtskrümmung sich passiv verhält. Ich habe jedoch unzweifelhafte Krümmungen der jungen Stengel selbst beobachtet.

Fischer[1]) hat bewiesen, dass die Ausführung der nyctitropischen Variationsbewegungen bei einigen Pflanzen von der einseitigen continuirlichen Einwirkung der Schwerkraft abhängig ist. Noll erklärt diese Erscheinung so (Heterogene Induction, p. 13), dass das Licht auch bei diesen Pflanzen den primären Reiz abgiebt und damit den Anstoss, dass nun secundär ein Schwerkraftreiz die zweckentsprechende Bewegung ausführt. Bei anderen Pflanzen ist jedoch die Einwirkung des Schwerkraftreizes nicht unbedingt zur Ausführung der nyctitropischen Bewegung nöthig. Nun habe ich in den Bewegungspolstern der Blättchen von *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus perennis* in der Stärkescheide zahlreiche Stärke-

1) A. Fischer, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Botan. Ztg. 1890.

körner, die immer den physikalisch unteren Theil der Zelle einnahmen, gefunden, und dieselben waren hier sowohl bei der Tag- als auch bei der Nachtstellung in gleicher Menge vorhanden. Ich habe solche wie specifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit sich verhaltende Stärkekörner auch in den Bewegungspolstern

Fig. 18.



Coleoptilenspitze einer 5 mm langen Plumula von *Panicum miliaceum*.

von *Trifolium pratense* und *medium*, *Galega officinalis* u. s. w. gefunden und merkwürdiger Weise auch bei *Amicia zygomeris*, bei der doch nach Fischer's Untersuchungen die nyctitropischen Bewegungen unabhängig von der einseitigen Schwerkraftwirkung vor sich gehen.

Eingehende Aufmerksamkeit habe ich dem Vorkommen von specifisch schwereren Körperchen im Protoplasma der Zellen ver-

schiedener Graskeimlinge gewidmet. Merkwürdige Verhältnisse trifft man in dieser Beziehung bei Keimlingen von *Panicum miliaceum* und *Avena sativa*. Hier findet man nämlich in der Spitze der Coleoptile ungewöhnlich reiche specifisch schwerere Stärkekörner und zwar im ganzen Grundparenchym, wie das aus der Fig. 18, die sich auf *Panicum miliaceum* bezieht, zu ersehen ist. Ja am Scheitel selbst enthalten auch die Epidermalzellen Stärkekörner, die den physikalisch unteren Zellwänden anliegen. Die Kerne liegen in allen Zellen — die epidermalen ausgenommen, den Stärkekörnern dicht an und erweisen sich als specifisch schwerere Körperchen. Die solche Zellen enthaltende Partie ist bei einer 2 cm langen Plumula von *Panicum* 1,5—2 mm lang, bei älteren Keimpflanzen (Plumula 6—7 cm) 4, 5—7 mm. Unter dieser Partie lassen sich noch solche Zellen in der Stärkescheide der beiden Gefässbündel sehen, die gegen die Basis allmählich stärkeärmer werden, sodass sie nie bis zur Coleoptileninsertion reichen. Aehnlich verhält es sich bei *Setaria viridis* und *Avena sativa*. Bei dieser letzteren Art ist diese Partie (Plumula 2,5 cm) etwa 2,5 mm lang, bei älteren Keimlingen (Plumula 5 cm) länger (etwa 6 mm). In der Stärkescheide ziehen solche Zellen eine kleine Strecke auch gegen die Basis herab. Bei *Zea Mais* ist diese Partie nicht so ausschliesslich an die Coleoptilenspitze localisirt. Sie reicht bis etwa in die Hälfte der an der geotropischen Krümmung definitiv Antheil nehmenden Zone und ist bei Keimpflanzen, deren Plumula 2,5—3 cm gross ist, etwa 15—17 mm lang.

Es wäre ganz leicht, die Reihe der bisher in Bezug auf das Vorkommen von specifisch schwereren Körperchen angeführten Pflanzen zu vergrössern, doch will ich mich mit den bisherigen begnügen, da sie zu unseren weiteren Ausführungen vollständig genügen.

IV. Die Passivität der Lage und Bewegung der Stärkekörner und Zellkerne.

Wir haben gesehen, dass bei verschiedenen Pflanzen und in verschiedenen Organen die Stärkekörner (natürlich sammt den dieselben umgebenden Amyloplasten) und Kerne bestimmte Lagen in Bezug auf die Schwerkraftrichtung einnehmen, mag man den Pflanzenorganen eine beliebige Lage geben. Es ist auf den ersten Blick ganz einleuchtend, dass es sich hier um passive Bewegungen

handelt, welche beliebige specifisch schwerere oder leichtere Körperchen in einer Flüssigkeit ausführen. Doch wurde schon bemerkt, dass es sich auch um active Bewegungen handeln könnte, zumal es bekannt ist, dass die Amyloplaste bei den Richtungsbewegungen des Protoplasmas fixe Lagen einnehmen können, wie es die Arbeiten von Famintzin, Frank, Borodin, Stahl, Schimper bewiesen haben; und Tangl hat gezeigt, dass durch äussere Einflüsse auch der Kern zu bestimmten Bewegungen gebracht werden kann. Dabei werden die Amyloplaste, eigentlich die Chlorophyllkörper, durch eine active Bewegung des Plasmas in gewisse fixe Lagen gebracht, beim Kern handelt es sich wahrscheinlich um seine eigene active Bewegung. Es wäre nun möglich, dass es sich auch bei den von uns beschriebenen Bewegungen von Amyloplasten und Kernen um ähnliche Richtungsbewegungen handelt, bei welchen die Schwerkraftrichtung den äusseren Richtungsreiz abgiebt.

Die Amyloplaste selbst sind wohl nicht viel specifisch schwerer als das Plasma; wenn es uns gelänge, die Stärke aus denselben zu entfernen, so könnte der Fall eintreten, dass sie dann ihre Bewegungsfähigkeit, falls dieselbe eine rein physikalische ist, verlieren. Thatsächlich ist es mir gelungen, solche Versuche auszuführen.

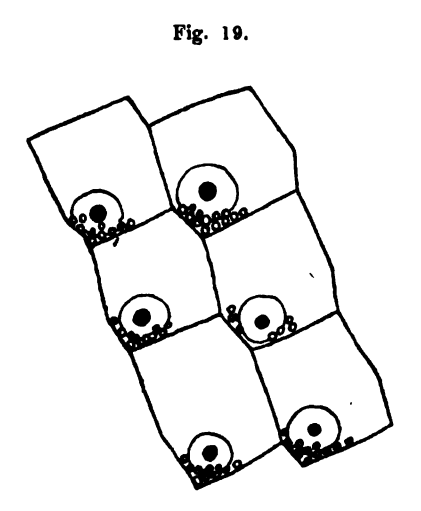
Die Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden nach Pfeffer's Methode in Gyps eingegossen und im Dunkeln vertical gestellt. In verschiedenen Zeitintervallen wurden sie dann auf das Vorhandensein von Stärke in den Hauben geprüft. 24 Stunden nach dem Eingypsen hat sich die Stärkemenge sehr wenig verkleinert, nach 48 Stunden jedoch schon ganz beträchtlich. Nach 72 Stunden giebt es in der Haube sehr wenig Stärke, einige Amyloplaste besitzen keine Stärke mehr. Die noch vorhandenen Stärkekörner sind kleiner als unter normalen Umständen. Am optischen Längsschnitt giebt es deren in einer Zelle etwa 7—9, ihr Durchmesser beträgt 0,2—0,3 μ. Sie nehmen noch prompt die physikalisch unteren Theile der Zellen ein. Nach 144 Stunden findet man Stärke nur in den mittleren Zellen der Columella (Fig. 19). Nach 192 Stunden (8 Tagen) zeigen einige Wurzeln gar keine Stärke mehr, in einigen enthalten nur die mittleren Zellen der Columella winzige punktförmige Stärkekörner. Die Temperatur betrug bei diesem Versuche 20—21° C.

72 Stunden eingegypste Wurzeln wurden nun umgekehrt vertical aufgestellt und nach 1, 2, 3 Stunden befreit und sofort untersucht. Erst nach 3 Stunden sind die noch vorhandenen Stärke-

körner vollständig in die neuen physikalisch unteren Theile der Zellen überfallen, obzwar dies bei normalen Wurzeln (bei 20° C.) nur etwa 15 Minuten lang andauert. Die Amyloplaste, welche keine oder nur ganz winzige, punktförmige Stärkekörner enthielten, haben ihre Lage überhaupt nicht verändert.

Dieser Versuch beweist klar, dass man es in den Bewegungen der mit grösseren Stärkekörnern versehenen Amyloplaste mit rein physikalischen, passiven Bewegungen zu thun hat. Sie werden durch die Dünnflüssigkeit des Protoplasmas und das relativ grosse specifische Gewicht der Stärke ermöglicht.

Fig. 19.



Aus den mittleren Columellareihen einer 144 Stunden eingegypsten Wurzel von *Vicia faba*. Die Wurzel war schief gestellt.

Aehnliche Versuche wurden mit Keimwurzeln von *Pisum sativum* ausgeführt. Die Stärke nimmt in den ersten 24 Stunden nach dem Eingypsen etwa um 50% ab, in den weiteren 24 Stunden nur etwa um 25%. Nach 5 Tagen gab es nur sehr spärliche, punktförmige Stärkekörner in der Haube. Nach 6 Tagen ist in vertical stehenden Wurzeln überhaupt keine Stärke mehr zu sehen. Ich habe in meinen Versuchen immer vertical stehende und horizontal gelegene eingegossene Wurzeln verglichen und habe gefunden, dass für gewöhnlich in den horizontal gelegenen Wurzeln die Stärke ein wenig langsamer sich auflöst. Immer liessen sich nämlich unter den horizontal liegenden Wurzeln einige noch Stärkespuren in der Haube aufweisende Individuen feststellen, als es in vertical stehenden Wurzeln überhaupt keine Stärke mehr gab. Es ist jedoch möglich, dass es sich in meinen Versuchen um einen Zufall gehandelt hat.

Unter normalen Verhältnissen und bei normaler Temperatur (17—22° C.) bewegen sich die Stärkekörner, wie schon Heine (l. c.) angiebt, mit einer relativ grossen Leichtigkeit, wenn den Organen neue Lage gegeben wird. Kehrt man z. B. eine Keimwurzel von *Pisum sativum* um (T. = 19° C.), so sieht man schon nach

15 Minuten die Stärkekörner aus ihrer früheren Lage verschoben; sie sind gewöhnlich längs an einer Seitenwand angesammelt, was darauf hinweist, dass sie in dem wandständigen dünnflüssigen Plasma überfallen. Nach 20—25 Minuten sind jedoch schon alle Körner im physikalisch unteren Theile der Zellen angesammelt. Der Zellkern hat jedoch seine Lage noch nicht verändert. Er steigt erst in den nachfolgenden 20—30 Minuten in den physikalisch oberen Theil des Zellraumes hinauf.

Wir haben bewiesen, dass die Bewegung der Stärkekörner in die physikalisch unteren Theile des Zellraumes eine rein physikalische Erscheinung ist. Dies kann jedoch nicht vom Kerne gesagt werden. Es könnte ja so sein, dass die Stärkekörner, wenn sie an die neue physikalisch untere Plasmahaut sinken, Reizvorgänge auslösen, deren Ergebniss in dem Steigen des Kerns zur oberen Zellwand sich zeigt. Dass dem nicht so ist, zeigen die Versuche mit Keimwurzeln von *Vicia faba* (wo die Kerne viel leichter sich bewegen als bei *Pisum*) und zwar mit einer Sorte, deren Kerne sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten.

3—4 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* wurden (T. = 20 ° C.) umgekehrt aufgestellt. Nach 10 Minuten ist in der oberen (jüngeren) Hälfte der Columella ein deutlicher Beginn der Bewegung der Stärkekörner zu sehen. Sie bewegen sich wie bei *Pisum* längs an der Seitenwand. Die Kerne sind entweder noch an ihrer ursprünglichen Stelle, einige sind jedoch schon in der Mitte des Zellraumes zu sehen, was ebenfalls auf den Beginn ihrer Bewegung hinweist. Sie bewegen sich also früher, als die Stärkekörner die neue physikalisch untere Plasmahaut erreicht haben.

15 Minuten nach der Umkehrung ist die Stärke in dem oberen Theile der Columella vollständig übergefallen, die Kerne jedoch noch nicht. Sie liegen meist in der Mitte des Zellraumes. In dem älteren Theile der Columella haben zwar alle Körner die morphologisch untere Zellwand verlassen, jedoch noch nicht die jetzt physikalisch untere erreicht. Die Kerne zeigen die verschiedensten Lagen. Nach 20 Minuten ist alle Stärke in der Columella in den physikalisch unteren Theilen der Zellräume angehäuft, die Kerne ebenfalls diesen Theilen genähert. 30 Minuten nach der Umkehrung haben auch die Kerne ihre neue physikalische Ruhelage eingenommen.

In diesem Versuche haben die Kerne ihre Bewegung früher begonnen, ehe noch die Stärkekörner die Plasmahaut erreicht haben,

sodass die soeben angeführte Beziehung zwischen der Bewegung der Kerne und Stärkekörperchen als nicht richtig sich erweist. Es ist vielmehr wahrscheinlich, dass man es auch hier mit physikalischen Bewegungen zu thun hat, besonders wenn man die Resultate des nachfolgenden Versuches in Erwägung zieht.

Keimwurzeln von *Vicia faba* (Kerne +), die 3 – 4 cm lang waren, wurden aus 18° C. auf 4 Stunden in eine Temperatur von 6,2° C. übertragen, sodann in feuchter Luft umgekehrt vertical aufgestellt und auf die Lage der Stärkekörner in der Haube untersucht. Erst 15 Minuten nach der Umkehrung begannen die Stärkekörner deutlich ihre Lage zu verändern und zwar im jüngeren Theile der Columella. Nach 36 Minuten ist die Bewegung in diesem Theile zwar weiter fortgeschritten, die Körner sind jedoch noch nicht an den physikalisch unteren Wänden angesammelt. Im unteren Theile der Columella lässt sich erst Beginn der Lageveränderung der Körperchen sehen. Nach 50 Minuten ist die Umlagerung in dem jüngeren Theile der Columella fast vollendet, im älteren nur theilweise ausgeführt. 60 Minuten nach der Umkehrung ist die definitive Umlagerung der Stärkekörner vollzogen.

Die Kerne nehmen bei dieser Temperatur keine bestimmte Lage ein. Schon in Wurzeln, die normal vertical abwärts bei 6,2° C. wuchsen, liess sich in den Zellen der Columella der Kern in regelloser Lage treffen, oben oder unten, auch in der Mitte der Zelle, obzwar in Wurzeln aus derselben Kultur, die in 18° C. verblieben sind, die Kerne in den analogen Zellen prompt wie specifisch schwerere Körper sich verhielten. Ebenso nahmen die Kerne (bei 6,2° C.) nach Umkehrung der Wurzeln keine bestimmte Lage ein.

Es ist leicht ersichtlich, dass die niedrige Temperatur auf das Protoplasma in einer gewissen Weise einwirkt, die die physikalischen Bewegungen der Stärkekörner verlangsamt. Dies könnte entweder durch Steigerung des specifischen Gewichtes des Protoplasmas geschehen (da an eine Verminderung des specifischen Gewichtes der Stärkekörner hier wohl nicht zu denken ist), oder durch eine Veränderung der Cohäsion des Protoplasmas. Es wäre durch Einwirkung der niedrigen Temperatur dickflüssiger geworden. Da man keine erhöhte Wasserabgabe durch Einwirkung der niedrigen Temperaturen an den Wurzeln feststellen kann, die noch am ehesten eine Erhöhung des specifischen Gewichts des Protoplasmas verursachen könnte, so ist eher an die zweite Erklärung

zu denken, dass nämlich das Protoplasma dickflüssiger geworden ist. Wie dies etwa zu Stande gebracht werden konnte, will ich hier nicht discutiren. Stellen wir uns vorläufig auf den Standpunkt, dass sich die Kerne ebenso passiv verhalten, wie die Stärkekörner, so können wir sagen, dass der Unterschied zwischen dem specifischen Gewicht des Protoplasmas und der Stärkekörner grösser ist, als derjenige der Kerne, was aus dem Verhalten dieser Körper bei normalen Temperaturen (z. B. 18° C.) ohne weiteres zu ersehen ist. Wird nun die Cohäsion der Flüssigkeit oder ihr specifisches Gewicht steigen, so kann der Fall eintreten, wo die Stärkekörner noch durch Lageveränderung des Pflanzenorgans zu physikalischen, allerdings trägeren Bewegungen gezwungen werden, die Kerne jedoch nicht mehr. Und ein solcher Fall trat eben in unserem Versuche ein.

Es ist wahrscheinlich, dass durch niedrige Temperatur die Consistenz des Protoplasmas verändert wurde; es ist nicht schwer zu zeigen, dass auch durch Vergrösserung des specifischen Gewichts des Protoplasmas ähnliche Erfolge erzielt werden können. Das kann erreicht werden, wenn man die Pflanze zu einem Wasserverlust zwingt, was am einfachsten durch Welken bewirkt werden kann. Da es jedoch schwierig ist, den thatsächlichen Wasserverlust für die Haube und speciell die Columella exact festzustellen, so will ich die Versuche nur summarisch anführen.

Schon in ganz wenig gewelkten Wurzeln von *Pisum sativum* und *Vicia faba* wird die Beweglichkeit der Stärkekörner verlangsamt. Man findet, wenn man die Versuche unter constanten äusseren Bedingungen ausführt, Umstände, unter welchen in der Columella die Stärke noch beweglich ist, der Kern jedoch nicht mehr, und schliesslich auch so gewelkte Wurzeln, wo auch die Stärkekörner ihre Beweglichkeit verlieren.

Die bisher angeführten Thatsachen berechtigen zum Schlusse, dass sowohl die Stärkekörner als auch die Kerne in der Columella der Wurzelhaube und wohl auch in den übrigen näher angegebenen Organen sich wie specifisch schwerere oder leichtere Körperchen verhalten und nach Lageveränderung der Organe passive, rein physikalisch hervorgerufene Bewegungen ausführen. Das Protoplasma ist in den betreffenden Zellen dünnflüssig und enthält keine oder nur sehr spärliche Structuren starrer Consistenz. Dies ist auch daraus zu ersehen, dass es beim Plasmolysiren schnell und

vollständig die den Flüssigkeiten zukommenden Ruhezustände annimmt.

Merkwürdig ist der Umstand, dass der Kern specifisch leichter sein kann, als das Protoplasma, wie dies in den Haubenzellen der meisten von mir untersuchten Pflanzen zutrifft. Solche Kerne erscheinen für gewöhnlich substanzarm, d. h. sie enthalten wenig stark tingirbare Substanz und relativ kleine Nucleolen. Der Unterschied im specifischen Gewicht des Protoplasmas und der Kerne wird jedoch nicht allzu gross sein, wie das der Fall von *Lotus corniculatus* beweist.

V. Der zeitliche und locale Zusammenhang zwischen der geotropischen Empfindlichkeit und den specifisch schwereren Körperchen.

Wir haben bisher kein sicheres und unzweifelhaft feststellbares Zeichen, dass die Pflanze den geotropischen Reiz percipirt hat oder nicht, wenn sich keine Reaction eingestellt hat. Wir müssen zwar folgern, dass eine geotropisch reagirende Pflanze den Reiz percipirt haben muss, jedoch nicht umgekehrt, denn wie Rothert[1]) klar gezeigt hat, sind Perceptionsfähigkeit + Reizbarkeit und Reactionsfähigkeit zwei nicht direct zusammenhängende Sachen. Wenn wir nun ein Organ sehen, das nicht geotropisch reagirt, so kann dies entweder darin seinen Grund haben, dass es den Reiz nicht zu percipiren vermag oder die Reaction nicht ausführen kann, oder beides zusammen. Ein solches Organ kann man im weitesten Sinne des Wortes als reactionsunfähig bezeichnen, ohne damit andeuten zu wollen, worin diese Unfähigkeit ihren Grund hat.

Wir wollen nun untersuchen, in wiefern diese Unfähigkeit mit dem Fehlen der specifisch schwereren Körperchen zusammenhängt. Es giebt verschiedene Organe, welche solcher Körperchen entbehren und gleichzeitig geotropisch nicht reagiren, so z. B. die oben angeführten abnormen Wurzelbildungen. Bei *Oryza sativa* habe ich oft alte Wurzeln beobachtet, die noch ein Wachsthum zeigten, jedoch geotropisch nicht reagirten. Sie besassen keine sinkenden Stärkekörner in ihrer Haube. Dagegen reagirten ihre Seitenwurzeln

---

1) W. Rothert, Ueber Heliotropismus, Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. VII, p. 166.

ganz gut und es liessen sich in ihnen thatsächlich die erwähnten Stärkekörner auffinden. Junge Organe entbehren oft der specifisch schwereren Körperchen und gleichzeitig auch der Reactionsfähigkeit. So z. B. die ganz jungen Blüthenstiele von *Aconitum Napellus*, *Aloë*, *Thyrsacanthus rutilans* etc. Sie reagiren zu dieser Zeit nicht geotropisch. Sobald jedoch an ihnen geotropische Bewegungen beobachtet werden können, lassen sich in ihnen specifisch schwerere Körperchen auffinden. Die Wurzelanlagen in den Samen verschiedener phanerogamen Pflanzen zeigen im fertigen Zustande schon in ihrer Haube Stärkekörner, dieselben sind jedoch regellos[1]) vertheilt. Sobald die Wurzeln jedoch die Testa durchdrungen haben, nehmen in der Haube die Stärkekörner in den physikalisch unteren Zellräumen eine fixe Lage ein. Diese Wurzeln sind schon einer Reaction fähig.

Auch die topographischen Beziehungen der mit specifisch schwereren oder leichteren Körperchen versehenen Zellen zu der geotropischen Reaction sind bemerkenswerth. Bei positiv geotropischen Organen liegt die Zellgruppe so, dass sie nach erfolgter Reaction unter der Krümmungszone liegt. Das ist bei typischen Wurzeln sehr gut zu sehen. Aber auch bei Wurzeln, die im inneren Periblem solche Zellen enthalten, ist die definitive Krümmung über denselben localisirt. Bei negativ und transversal geotropischen Organen sind sehr oft die betreffenden Zellen so localisirt, dass die Krümmung nach erfolgter Reaction unter denselben localisirt ist, wie das z. B. an den Keimlingen von *Avena* und *Panicum* zu sehen ist. Oder es reichen die Zellen etwa bis in die Hälfte der Krümmungszone, wie das für Keimpflanzen von *Pisum sativum*, *Casuarina equisetifolia* und *Zea Mays* gilt, jedoch so, dass der grösste Theil der mit specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen über diese Zone zu liegen kommt. Dasselbe gilt auch für die Stengel von *Tradescantia zebrina*. Schliesslich liegen diese Zellen direct in der ganzen Krümmungszone, wie z. B. in den Gelenken der Gräser, obzwar sie sich auch hier oft über dieselben hinziehen, sodass auch hier einige solche Zellen über der Krümmungszone, keine jedoch unter derselben localisirt sind. Aehnliches gilt für die geonyctitropischen Pflanzen, z. B. *Phaseolus* und *Lupinus*.

---

1) Bei *Vicia faba* fand ich im trockenen Samen zuweilen Stärkekörner in bestimmten Zelltheilen angesammelt, sodass sich an die Einwirkung der Schwerkraftrichtung vor dem Austrocknen der Samen, also noch auf der Mutterpflanze, denken liess.

Hier soll noch eine Beobachtung mitgetheilt werden, welche den Zusammenhang zwischen geonyctitropischen Bewegungen der Blättchen von *Lupinus perennis* und dem Vorhandensein von specifisch schwereren Körperchen in der Stärkescheide der Bewegungspolster dieser Blättchen beweist. Ich habe nämlich an den von mir zur Untersuchung gebrauchten Individuen ältere Blätter beobachtet, welche am Tage eine Nachtstellung ihrer Blättchen zeigten. Diese Blätter wurden abgeschnitten und ins Dunkle übertragen. Sie befanden sich hier 15 Stunden, die Lage ihrer Blättchen hat sich nicht verändert. Nun wurden sie belichtet; es trat keine Veränderung ein. Andere solch abnorme Blätter wurden drei Tage hintereinander in der Natur beobachtet, ihre Blättchen zeigten jedoch keine Bewegungen. Die Blätter waren normal grün und assimilirten. Bei mikroskopischer Untersuchung hat sich gezeigt, dass es in der Stärkescheide ihrer Bewegungspolster keine Stärkekörner giebt, wogegen solche bei Blättern, die ihre Bewegungen normal ausführen, nie fehlen.

VI. Die Bedeutung der mit specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen.

Ich werde dieses Capitel mit der Beschreibung einiger Versuche beginnen, die eigentlich zum vorigen Absatze gehören, die jedoch direct zur Erklärung der Bedeutung der specifisch schwereren Körperchen führen. Bei diesen Versuchen wurde der Einfluss des Wundreizes auf die Wurzeln untersucht und nachdem seine Intensität und Dauer festgestellt wurde, der Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein von Zellen mit specifisch schwereren Körperchen und der Empfindlichkeit der Wurzeln für den Schwerkraftreiz geprüft.

I.

2—3 cm lange Keimwurzeln von *Pisum sativum* wurden (bei 21° C.) horizontal in feuchter Luft gelegt und nach $4^1/_4$ Stunden gezeichnet, sowie die Krümmung (in ∡) gemessen (A). Durch einen Querschnitt wurden sie dann der Hälfte ihrer Haube beraubt, wieder horizontal gelegt, nach $1^1/_2$ Stunden (B) und schliesslich nach 16 Stunden (C) gemessen.

A.	B.	C.
75	62	75
72	46	80
62	45	78
60	40	86
55	50	75
55	42	90
55	36	85

II.

Aehnliche Wurzeln wurden nach 4 $^1/_2$ Stunden andauernder horizontaler Lage gemessen (A) und die ganze Haube (durch einen im Bereiche des Transversalmeristems geführten Schnitt) ihnen abgeschnitten; die Wurzeln wurden wiederum horizontal gelegt und nach 1 $^1/_2$ Stunden (B), schliesslich nach 16 Stunden (C) gemessen.

A.	B.	C.
90	80	77
72	70	40
71	45	41
70	62	48
63	37	32

Dieser Versuch zeigt, dass die geotropische Reactionsfähigkeit viel früher bei den Wurzeln zurückkehrt, denen nur die Hälfte der Haube entfernt wurde, obzwar der Wundreiz in dem Falle, wo die Hälfte der Haube abgetragen wurde, intensiver wirkt (die Krümmung geht um 26% zurück), als da, wo die ganze Haube entfernt wurde (die Krümmung wird um 19% kleiner). Man könnte meinen, dass die Nachwirkung die früher zurückkehrende geotropische Krümmung bei Wurzeln, denen die Hälfte der Haube abgetragen wurde, bedingt, doch haben specielle diesbezügliche Versuche gezeigt, dass die Nachwirkung nur direct nach der Verwundung eine Verstärkung der Krümmung bewirkt und nie den Rückgang der Krümmung überdauert.

III.

Im weiteren Versuche wurde einigen 2 $^1/_2$—3 cm langen Keimwurzeln von *Pisum sativum* (T. = 19—20°) die Hälfte der Haube abgeschnitten und dieselben horizontal gelegt. Nach 5 Stunden waren 4 Wurzeln geotropisch gekrümmt, 6 gerade. Nach 6 Stunden

8 gekrümmt, 2 gerade, nach 16 Stunden alle geotropisch gekrümmt. Aehnliche Wurzeln wurden durch einen medianen Längsschnitt, der ein wenig hinter das Transversalmeristem reichte, verwundet und horizontal gelegt. Nach 5 Stunden sind 4 Wurzeln geotropisch gekrümmt, 1 krümmt sich unregelmässig, 5 gerade. Nach 6 Stunden sind 7 geotropisch gekrümmt, 2 unregelmässig, 2 gerade. Nach 16 Stunden 8 gekrümmt (Ablenkung von der Horizontalen beträgt 90°), 2 nutiren unregelmässig. Schliesslich wurden ähnliche Wurzeln durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten Schnitt der ganzen Haube beraubt und horizontal gelegt. Nach 36 Stunden sind 9 Wurzeln gerade, eine krümmt sich hinauf. Nach 48 Stunden sind 4 Wurzeln geotropisch gekrümmt, 1 unregelmässig, 5 gerade. Nach 60 Stunden 8 Wurzeln geotropisch gekrümmt, 1 gerade, 1 unregelmässig hinauf gekrümmt.

Combinirt man diese und die oben unter I, II und III angeführten Versuche, so gelangt man zum Schlusse, dass eine Wurzel, welche der Haube beraubt wurde, viel länger nicht geotropisch zu reagiren vermag, als der Wundshock dauert. Denn derselbe ist etwa gleich gross, wenn man die Wurzel durch einen Medianschnitt verwundet, oder durch einen Querschnitt, der einen Theil der Haube abbringt, oder, wie es der auf p. 100 angeführte Versuch beweist, wenn man ihr zwei hintereinander liegende, von entgegengesetzten Seiten geführte Einschnitte anbringt, oder schliesslich, wenn man die ganze Haube durch einen Querschnitt entfernt, was aus seinem Einfluss auf die schon vorhandene geotropische Krümmung zu schliessen ist. Wenn nun die Krümmung in allen Versuchen, wo die ganze Haube entfernt wurde, ungemein lange ausbleibt, so kann dies nicht auf einer Reactionsunfähigkeit beruhen, denn diese kehrt wahrscheinlich bald sammt der Reizbarkeit (nach Rothert's Begriff) zurück, wie das der Vergleich mit gleich intensiv verwundeten Wurzeln zeigt, die viel früher zu reagiren vermögen, sondern es muss die Ursache dieser Erscheinung in der lange andauernden Unfähigkeit zur Perception bei den der ganzen Haube beraubten Wurzeln gesucht werden.

Womit ist nun die Rückkehr der Perceptionsfähigkeit bei diesen Wurzeln verbunden? Wenn die Wurzeln noch die calyptrogenen Zellschichten besitzen, so wird die Haube regenerirt, wenn sie jedoch derselben entbehren, wird ein Callus gebildet und, wie es auch Wachtel beobachtet hat, immer sind die wieder perceptionsfähig gewordenen Zellen mit demselben versehen. Wachtel

glaubt, dass die Perceptions- resp. Reactionsfähigkeit mit der Rückkehr der Zelltheilungen wieder hergestellt wird. Doch habe ich in Wurzeln, denen die Spitze abgeschnitten wurde und welche 15, 30, 90, 120 Minuten und 18 Stunden nach der Verwundung fixirt wurden, immer Theilungsfiguren gefunden *(Vicia faba)*. Bei *Cucurbita melopepo* ist 45 Minuten nach ähnlicher Verwundung zwar die Zahl der Theilungsfiguren relativ viel geringer als in normalen Wurzeln, sie steigt jedoch schon nach 30 Stunden normal hoch obzwar, wenn die Wurzeln ihrer Haube sammt dem Calyptrogen beraubt wurden, sie erst etwa 120 Stunden nach der Verwundung (bei 20—21° C.) wieder perceptions- und reactionsfähig werden [1]).

Somit erscheint die Rückkehr der Perceptionsfähigkeit bei gekappten Wurzeln nicht direct an die Rückkehr der Zelltheilungen geknüpft, sie kehrt auch nicht mit ihr gleichzeitig zurück, auch von der Bildung eines Callus als solchen ist sie nicht direct abhängig. Vielmehr ist es das Vorhandensein oder die Neubildung von Zellen, die mit leicht beweglichen, specifisch schwereren Körperchen versehen sind, von welchen die Perception des Schwerkraftreizes abhängig ist. Alle Wurzeln, die der Haube und gleichzeitig auch der oben erwähnten Zellen beraubt wurden, sind so lange keiner Perception fähig, bis sich diese Zellen entwickeln.

Das geschieht entweder durch Regeneration der Haube, was sehr leicht geschieht, wenn die calyptrogene Schicht erhalten bleibt. Da bilden sich früh (bei *Pisum sativum, Vicia faba* schon nach 30 Stunden) in den neuen Haubenzellen gewisse axil gelegene Zellen zu einem Complex um, der eben durch den Besitz von specifisch schwereren Körperchen gekennzeichnet ist. Daher hat auch Firtsch [2]) in seiner bemerkenswerthen Arbeit gefunden, dass den Wurzeln relativ früh die geotropische Sensibilität zurückkehrt, wenn ihnen bei der Verwundung die calyptrogene Zellschicht erhalten bleibt, allerdings ist es nicht richtig, dass an dieselbe direct die Perception gebunden ist. Der Zusammenhang ist ein indirecter. Wird die Wurzelspitze hinter der calyptrogenen Schicht abgeschnitten, so dauert es viel länger, ehe sich ein Callus bildet,

---

1) Nebenbei sei hier bemerkt, dass in völlig gesunden Keimwurzeln von *Zea Mays* 110 Minuten nach dem Abschneiden der Spitze sich bloss einige Anfangsstadien der Kerntheilung (Spireme) feststellen liessen, sodass hier thatsächlich durch den Wundreiz die Theilungsfähigkeit auf eine bestimmte Zeit aufgehoben wurde.

2) Firtsch, Zur Kenntniss der geotropischen Reizbarkeit der Wurzelspitze. Ber. d. d. botan. Ges. Bd. II, 1884.

in dem sich Zellen mit beweglichen specifisch schwereren Körperchen entwickeln könnten. Firtsch hat in seinen Versuchen wahrscheinlich den Zeitpunkt, wo dies geschieht, nicht abgewartet.

Wird der Schnitt hinter der calyptrogenen Schicht geführt, so tritt zunächst eine normale Callusbildung in der Weise ein, dass die Zellen mehrerer, der Wunde anliegender Schichten sich verlängern und ihren meristematischen Charakter verlieren. So entsteht ein Callus auch ohne Zelltheilungen, aus dem von ihm bedeckten Rest des meristematischen Theiles der Wurzelspitze differenzirt sich später ein neuer „Vegetationskegel“, der Callus bildet eine provisorische „Haube“. In demselben entwickeln sich nun einige specifich schwerere Körperchen enthaltende Zellen. Sie liegen axil, meist in Zellen, die aus dem Plerom entstanden sind, sehr häufig jedoch auch in Zellen, welche dem Periblem entstammen. Oft sind dieselben in mehreren Gruppen vorhanden, unregelmässig vertheilt, die Reaction ist jedoch auch dann regelmässig, die Wurzel krümmt sich nämlich in einer verticalen Ebene.

In allen Versuchen, welche ich ausgeführt habe, um den Einfluss der Verwundung zu erkennen, habe ich die Wurzeln mikroskopisch in Bezug auf das Vorhandensein von mit specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen untersucht und mich ausnahmslos überzeugt, dass Wurzeln, welche eine Reaction zeigten, mit solchen Zellen ausgestattet waren; umgekehrt blieb die Reaction so lange aus, bis diese Zellen zur Ausbildung gekommen sind.

Sehr selten sind mir Wurzeln vorgekommen, in denen sich specifisch schwerere Körperchen nach der Verwundung, welche die Entfernung der Wurzelhaube zur Folge hatte, in meristematischen Periblemzellen entwickelt haben. Diese Wurzeln reagirten sehr früh nach der Verwundung und hatten den Callus noch nicht entwickelt.

Dieser Fall stellt sich dem von Haberlandt constatirten zur Seite, wo leicht passiv bewegliche Stärkekörner bei *Tradescantia* in Markzellen erschienen sind, obzwar sie normaler Weise meist nur auf die Stärkescheide beschränkt sind.

Wir sind also zu dem Schluss gekommen, dass die mit specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen in Diensten der geotropischen Reizperception stehen. Es wurde für die Wurzeln bewiesen, dass sie den Schwerkraftreiz nicht empfinden, wenn sie dieser Zellen entbehren und es ist wünschenswerth, dies auch für andere Organe nachzuweisen. Dies gelingt jedoch nur bei solchen,

welche ähnlich wie die typischen Wurzeln diese Zellen an einem bestimmten Theile zu einem relativ scharf begrenzten Complex verbunden zeigen. Das ist jedoch bei den Pflanzen, die Wurzeln ausgenommen, selten der Fall. Am ehesten trifft man dies bei Graskeimlingen, wo, wie im II. Capitel nachgewiesen wurde, in der Coleoptile die specifisch schwerere Körperchen enthaltenden Zellen auf ihre Spitze fast ausschliesslich beschränkt sind, der kleinen Gruppe unter der Insertion der Coleoptile ungeachtet. Ich habe daher meine Versuche hauptsächlich mit Gramineenkeimlingen *(Panicum miliaceum, Setaria viridis, Avena sativa)* ausgeführt, da es mir nicht gelungen ist, mit anderen Organen exacte Versuche auszuführen. Auch an den Stengeln von *Tradescantia virginica*, mit welcher Haberlandt experimentirt hat, konnte ich nicht zu völlig überzeugenden Versuchen kommen, da es mir nicht gelungen ist, die Grösse des Wundreizes und die Dauer des Wundshocks wenigstens annähernd zu bestimmen.

Rothert hat an den von ihm näher untersuchten Graskeimlingen *(Avena, Setaria, Phalaris)* bewiesen, dass die Decapitation eine vorübergehende Sistirung der heliotropischen und geotropischen Empfindlichkeit verursacht. Jedoch dauert die volle Wirkung der Decapitation nur wenige Stunden. Sie schwankt bei *Avena* und *Phalaris* zwischen ca. 3—6 Stunden, bei *Setaria* beträgt sie ca. 2½—3 Stunden.

Wir haben gesehen, dass bei *Avena* und *Panicum* der grösste Theil der mit leicht beweglichen, specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen in der Coleoptilenspitze localisirt ist, und es ist daher wichtig zu erfahren, was die Entfernung dieses Zellencomplexes zur Folge hat.

I. Etiolirten Keimlingen von *Avena sativa*, deren Plumula 2½—3 cm lang war, wurde durch einen Querschnitt ein 3,5—4 mm langer Theil der Coleoptilenspitze entfernt[1]) und dieselben (bei 19° C.) horizontal gelegt. Nach 9 Stunden ist keine Krümmung zu sehen. Nach 24 Stunden sind vier Pflanzen gekrümmt (∡ = 47, 45, 38, 34°), drei Pflanzen sind gerade. Bei den vier ersten Pflanzen ist jedoch die Krümmung unter der Coleoptileninsertion, also im Mesokotyl localisirt, wogegen die Coleoptile selbst gerade ist.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass es in der Coleoptile fast keine Zellen mit leicht beweglichen specifisch schwereren

1) So jedoch, dass die inneren jungen Laubblätter nicht beschädigt wurden.

Körperchen giebt, nur in der Bündelscheide giebt es wenige solche Zellen. Dagegen trifft man solche Zellen unter der Coleoptilen-insertion.

II. Aehnlichen Pflanzen wurde nur eine 2—2,5 mm lange Spitze von der Coleoptile abgeschnitten und die Pflanzen horizontal gelegt. Nach 5 Stunden zeigen alle Pflanzen eine geotropische Krümmung (12—17°), dieselbe ist nach einer weiteren Stunde noch stärker (29—35°). 24 Stunden nach der Verwundung ist die Krümmung recht gross (95—75°), bei zwei Pflanzen nur 60—62°. Die Krümmung erstreckt sich einheitlich auf die ganze Plumula, also sowohl auf die Coleoptile, als auch auf das Mesokotyl. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass Zellen mit passiv leicht beweglicher Stärke sowohl in der Coleoptile und zwar in ihrem oberen Theile, als auch unter ihrer Insertion zu finden sind.

Analoge Versuche wurden mit etiolirten Keimlingen von *Panicum miliaceum* ausgeführt. Etiolirten Keimpflanzen, deren Plumula 5—6 cm lang war, wurde ein 1,5 mm langer Theil der Coleoptilenspitze abgeschnitten und dieselben dann horizontal gelegt (T. = 19° C.). Nach 3 Stunden wurden sie gemessen (A), sodann ihnen wiederum 1,5 mm abgeschnitten und die Pflänzchen horizontal gelegt. Eine Stunde nach der neuen Verwundung wurden sie wiederum gemessen (B). ∡ =

A.	B.
38	38
30	35
40	53
41	40
47	48
33	41

Anderen aus derselben Kultur stammenden Pflanzen wurde die Coleoptilenspitze in einer Länge von 6 mm abgeschnitten und die Pflanzen dann horizontal gelegt. Sie wurden nach 6, 9, 14 Stunden untersucht, jedoch keine Krümmung an ihnen gefunden. Erst nach weiteren 15 Stunden war eine bedeutende geotropische Reaction zu beobachten (∡ = 88—78°). Nun ist zu bemerken, dass der ersten Gruppe nur ein Theil der die leicht beweglichen specifisch schwerere Körperchen führenden Zellen entfernt wurde (¼ und dann noch ¼), der zweiten Gruppe jedoch der ganze solche Zellen enthaltende Theil. Und ähnlich war es bei *Avena sativa.*

Diese Versuche sind in mancher Beziehung denen ähnlich, welche mit typischen Wurzeln ausgeführt wurden. Störend wirkt nur der Umstand, dass die mit specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen nicht vollständig auf die Coleoptilenspitze beschränkt sind, da sich ein kleiner aus solchen Zellen zusammengesetzter Complex auch unter der Insertion der Coleoptile befindet; und dieser kann auch dann eine Perception des Schwerkraftreizes ermöglichen, wenn die Coleoptile keine perceptorischen Zellen mehr besitzt. So muss man thatsächlich die Versuche mit *Avena*-Keimlingen auffassen. Bei der Gruppe, wo sich in der Coleoptile noch ein Theil der betreffenden Zellen befand, erstreckte sich die geotropische Krümmung sowohl auf die Coleoptile, als auch auf das Mesokotyl. Bei der Gruppe jedoch, wo die Coleoptile keine solche Zellen enthielt, war die Krümmung auf das Mesokotyl beschränkt. Offenbar haben sich im ersten Fall die Erregungszustände auf die Coleoptile aus dem Rest der hier vorhandenen perceptorischen Zellen verbreitet, auf das Mesokotyl diejenigen, welche von den unter der Coleoptileninsertion befindlichen Zellen ermöglicht wurden und es ist so eine einheitliche Krümmung entstanden. Hingegen hat sich bei der zweiten Gruppe der Reiz nur aus der unter der Coleoptileninsertion befindlichen Zellgruppe verbreitet und zwar nur basipetal, sodass die Coleoptile gerade blieb und die Krümmung auf das Mesokotyl beschränkt blieb. Da diese Zellgruppe relativ klein ist, so ist auch die Krümmung in diesem Falle eine relativ kleine.

Es liesse sich zwar auch hier meinen, dass der Wundreiz desto grösser ist und länger andauert, je grösser der abgeschnittene Theil der Coleoptilenspitze ist, doch kann man leicht beweisen, dass sich dies höchstens nur an den mit perceptorischen Zellen versehenen Theil anwenden liese. Wird gleichzeitig mit dem abgeschnittenen Theil diese ganze Zone entfernt, so ist es gleichgültig, wie lang er ist, dagegen lässt sich feststellen, dass mit der Länge des abgeschnittenen perceptorischen Theiles die Schwächung des Reactionsvermögens (nach unserer Meinung direct nur des Perceptionsvermögens) zusammenhängt. Es müsste daher die Coleoptilenspitze und zwar eben jener Theil, der die perceptorischen Zellen enthält, besonders gegen Verwundung empfindlich sein; dies kann ich nicht abweisen, weil sich hier die Intensität des Wundreizes wenigstens annähernd nicht so bestimmen lässt, wie bei den Wurzeln. Denn die geotropisch gekrümmten und dann verwundeten Graskeimlinge

zeigen entweder keine *(Panicum miliaceum)*, oder eine so kleine *(Avena sativa)* Verminderung der Krümmung, dass dieselbe durch Beobachtungsfehler entstanden sein konnte, besonders da sie nicht regelmässig vorkommt.

Die Ergebnisse meiner Versuche mit Graskeimlingen zeigten jedoch eine so grosse Uebereinstimmung mit denen an Wurzeln gewonnenen, dass ich nicht zögere, ihnen dieselbe Erklärung zu geben und auch hier die mit specifisch schwereren, leicht beweglichen Körperchen versehenen Zellen für perceptorisch zu halten.

Ob aus den mit *Avena* ausgeführten Versuchen auf eine bloss basipetale Reizleitung mit Ausschluss einer akropetalen zu schliessen ist, scheint nach den mitgetheilten Versuchen zweifelhaft zu sein; auch hier könnte der Wundreiz schuld daran sein, dass sich die Coleoptile nicht krümmt, wird sie der ganzen stärkeführenden Spitze beraubt. Rothert[1]) hat nämlich sehr ähnliche Versuche wie ich ausgeführt und kommt zu dem Schlusse, dass sich die Wirkung der Verwundung, wenn eine kurze Spitze abgeschnitten wird, auf eine geringere Entfernung erstreckt. Ich habe jedoch gefunden, dass, wenn die ganze mit perceptorischen Zellen versehene Spitze abgeschnitten wird, es gleichgültig ist, ob der abgeschnittene Theil länger oder kürzer ist, mit anderen Worten, ob die Wunde näher dem Mesokotyl liegt oder nicht. Immerhin kommen Fälle vor, wo sich die der perceptorischen Zone beraubten Keimlinge, überhaupt während der Zeit von 24 Stunden nach der Verwundung, nicht krümmen. In diesen Fällen habe ich immer unter der Coleoptileninsertion nur sehr wenige oder keine mit leicht passiv beweglichen Stärkekörnern versehenen Zellen gefunden. Sonst lassen sich Rothert's Versuche ganz gut im Sinne unserer Theorie erklären.

Wenn es nun bewiesen wurde, dass die Fähigkeit der Pflanzenorgane den Schwerkraftreiz zu percipiren von dem Vorhandensein der mit leicht passiv beweglichen, specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen abhängig ist, drängt sich die weitere Frage auf, welche Bedeutung dabei den specifisch schwereren Körperchen zukommt. Ist ihre Gegenwart unbedingt nöthig, bilden sie den wesentlichen Bestandtheil des perceptorischen Apparates, oder sind sie eine unbedeutende Nebenerscheinung? Diese Frage zu beantworten erachte ich für sehr wichtig, denn auf derselben

1) W. Rothert, Ueber Heliotropismus, p. 213 f.

basirt die weiter zu begründende Theorie der Perception des Schwerkraftreizes.

Es wurde schon oben bemerkt, dass es durch Eingypsen der Wurzelspitzen gelingt, die Stärke in der Haube zur Auflösung zu bringen. Wenn nun die Zellen noch ihre ursprünglichen sonstigen Eigenschaften zeigen und trotzdem nicht perceptionsfähig sind, so kann dies als Beweis gelten, dass den specifisch schwereren Körperchen eine unbedingte Bedeutung bei dem Perceptionsacte zukommt.

Einen Versuch will ich hier ausführlicher beschreiben. I. 2—3 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba typ.* wurden nach **Pfeffer**'s Methode eingegypst und 8 Tage im Gypsverbande (in verticaler Lage) gelassen. Sodann wurden sie befreit[1]), mit Tuschestrichen markirt und in Sägespähne vertical gesetzt. Nach 12 Stunden betrug der Zuwachs bei 6 so behandelten Wurzeln 1,4, 1,8, 2,1, 2,3, 2,3, 2,5 mm. II. Andere ähnlich beschaffene Wurzeln, die ebenfalls 8 Tage eingegypst waren, wurden befreit und horizontal in Sägespähne gelegt. Nach 10 Stunden war keine Krümmung zu sehen, nach 18 Stunden waren zwei Wurzeln gerade, drei deutlich geotropisch gekrümmt ($\measuredangle = 0^\circ, 0^\circ, 26^\circ, 67^\circ, 84^\circ$). Die mikroskopische Untersuchung hat gezeigt, dass einige wenige Leukoplasten der Haubenzellen der ersten zwei Wurzeln ganz winzige, punktförmige, mit Jodtinctur braun sich färbende Stärkekörner besitzen. Bei der dritten Wurzel war etwa ein Drittel der in normalen Wurzeln vorkommenden Stärkemenge in den axilen Zellen der Wurzelhaube vorhanden, sie befand sich jedoch in der oberen, jüngeren Hälfte der Columella, in der unteren Hälfte sowie in den seitlichen Haubentheilen giebt es nur hie und da sehr spärliche Stärkekörner, dieselben sind jedoch unregelmässig in dem Zellinneren vertheilt. Ebenso ist der Kern nur in der oberen, jüngeren Hälfte der Columella im physikalisch unteren Theile der Zellen zu sehen, sonst nimmt er eine regellose Lage ein. Die vierte Wurzel zeigt in der Haube etwa die Hälfte der in normalen Wurzeln vorkommenden Stärkemenge, die fünfte zeigt fast schon die Verhältnisse normaler Wurzeln. Jedoch giebt es hier wenige blau oder schwarz mit Jodtinctur sich färbende Stärkekörner, die meisten

1) Die Befreiung muss sehr vorsichtig geschehen, denn jede Verwundung der Wurzel greift störend in den Versuch ein. Einerseits wird dadurch das Wachsthum der befreiten Wurzeln sehr beeinträchtigt, andererseits kommen traumatische Krümmungen zu Stande. Ebenso dürfen nur gesund aussehende Wurzeln erwählt werden.

nehmen einen braunen bis braunvioletten Ton an. Der Kern benimmt sich wie ein specifisch schwereres Körperchen. III. Andere ähnliche Wurzeln wurden eingegypst, nach 8 Tagen befreit, 18 Stunden vertical in Sägespähnen gelassen, dann horizontal gelegt. Nach 6 Stunden weisen sie eine beträchtliche Krümmung auf ($\sphericalangle = 63^0$, 65^0, 68^0). IV. 8 Tage eingegypste Wurzeln wurden befreit und vertical in Sägespäne aufgestellt. Nach 8 Stunden wurden einige horizontal gelegt, nach einer Stunde um 90^0 gedreht. Nach weiterer Stunde zeigen sie keine Nachwirkungskrümmung. Die übrigen Wurzeln wurden 11 Stunden nach der Befreiung horizontal gelegt und nach einer Stunde um 90^0 gedreht. Nach einer weiteren Stunde zeigten drei Wurzeln eine deutliche Nachwirkungskrümmung, zwei waren gerade. V. 8 Tage eingegypste Wurzeln wurden befreit und vertical in Sägespäne gestellt. Sofort nach der Befreiung mikroskopisch untersuchte Wurzeln zeigen keine Stärke in der Haube. 5 Stunden nach der Befreiung zeigen die Zellen der oberen, jüngeren Columellahälfte spärliche winzige, braun mit Jodtinctur sich färbende Körner. 8 Stunden nach der Befreiung zeigen die Wurzeln in der oberen Columellahälfte blau oder violett sich mit Jodtinctur färbende Körperchen, einige noch röthlichbraun oder rein braun sich färbende, punktförmige Körperchen, in grösserer Anzahl jedoch bloss in der oberen Columellahälfte. Nach 10 Stunden sind schon zahlreiche Stärkekörner, die durch Jodtinctur blau oder schwarz erscheinen, in der oberen Columellahälfte vorhanden. Diese Angaben betreffen nur intacte, unbeschädigte, aus dem Gypsverbande befreite Wurzeln (T. = 19^0 bis 21^0 C.).

Zur Ergänzung dieses Versuches wurde der folgende angestellt: I. 2—3 cm lange Keimwurzeln von *Vicia faba typ.* wurden eingegypst und vertical gestellt. Nach 8 Tagen wurden dieselben befreit und einige mikroskopisch untersucht. Sie zeigten keine Stärkekörner in der Haube. II. Andere Wurzeln wurden mit Tuschemarken versehen und vertical in feuchter Luft aufgestellt. Sie zeigten nach 10 Stunden diese Zuwächse: 1,2, 1,4, 2,3, 2,6, 2,6 mm. III. Andere 8 Tage eingegypste Wurzeln wurden nach der Befreiung 8 Stunden vertical in Sägespänen stehen gelassen, sodann umgekehrt mit der Wurzelspitze nach oben aufgestellt. Nach 2 Stunden waren alle Stärke- (Amylodextrin-) körner an der neuen physikalisch unteren, morphologisch oberen Zellwand angesammelt. IV. Einige nach 8 Tage andauernder Eingypsung

befreite Wurzeln wurden auf 12 Stunden horizontal in feuchte Luft gebracht. Einige zeigten sodann deutliche geotropische Krümmungen ($\measuredangle = 0^{0}, 15^{0}, 18^{0}, 20^{0}, 21^{0}, 29^{0}$).

Ich habe noch mehrere solche Versuche ausgeführt. Bei der grösseren Varietät *(maior)* von *Vicia faba* dauerte es 9—10 Tage, ehe sich auf eine vollständige Auflösung der Stärkekörner schliessen liess, daher ich solche Versuche mit Wurzeln vorgenommen habe, die einmal 9, das andere mal 11 Tage eingegypst waren. Die Resultate waren den oben angeführten analog.

Aus diesen Versuchen erhellt, dass die Reactionsfähigkeit der Wurzeln (im weiteren Sinne dieses Wortes) innig mit dem Vorhandensein der specifisch schwereren Körperchen zusammenhängt. Die Wurzeln zeigen nach der Befreiung ein Wachsthum, dessen Intensität allmählich steigt und bald eine Höhe erreicht, die zur Ausführung einer feststellbaren Krümmung durch einseitig modificirtes Wachsthum sicher genügen würde, besonders da die Wachsthumszone relativ kurz und der Spitze nahe gelegen ist; dennoch reagiren die Wurzeln nicht. Eine Reaction wird erst dann ausgelöst, wenn neue, wie specifisch schwerere Körperchen sich verhaltende Körperchen in einer genügend grossen Anzahl erschienen sind. Die Grösse der Reaction ist mit der Menge der Körperchen auch in einer engen Beziehung. Je mehr es solcher Körperchen giebt, desto schneller erfolgt die Krümmung. Man könnte meinen, dass die Körperchen mit der Reactionsfähigkeit direct zusammenhängen. Dass sie jedoch nur bei der Perception thätig sind, wird dadurch gewiss gemacht, dass die Wurzeln früher krümmungsfähig sind, ehe sie die geotropische Perceptionsfähigkeit erreichen. Die Wurzeln reagiren nämlich auf Verwundung ihrer Spitze durch negativ traumatrope (Darwin'sche) Krümmungen schon 4 Stunden nach der Befreiung, allerdings schwach, stark schon 6 Stunden nach der Befreiung[1]), während in denselben, wie oben gezeigt wurde, noch 8 Stunden nach der Befreiung keine geotropische Reaction inducirt wird. Daher man mit grösster Wahrscheinlichkeit schliessen darf, dass die Wurzel nicht perceptionsfähig war. Sie wird es wieder gleichzeitig mit dem Erscheinen von specifisch schwereren Körperchen in den axilen Zellen der Wurzelhaube.

---

1) Bei diesen Versuchen wurden die Wurzeln sofort nach dem Befreien aus dem Gypsverbande durch einen seitlichen Stich an der Spitze etwa in der Höhe des Transversalmeristems verwundet und vertical in Sägespäne gestellt.

Der Kern scheint, obzwar er sich ebenfalls wie ein specifisch schwereres Körperchen verhält, zur Perception nicht zu genügen.

Zu dem perceptorischen Organ gehören demnach als unbedingt nothwendiger Bestandtheil leicht passiv bewegliche, specifisch schwerere, in genügender Menge vorhandene Körperchen, welche in einem dünnflüssigen Protoplasma eingebettet sind. Dieses Plasma darf die Körperchen weder durch seine Consistenz noch durch seine active Bewegung an ihrer physikalischen Beweglichkeit je nach der Lage des Pflanzenorgans verhindern. Denn werden die Zellen, in denen sich die Körperchen befinden, durch einen so starken Wundreiz getroffen, dass ihr Plasma sich intensiver zu bewegen beginnt, nimmt es dann die Stärkekörner mit und sie können sich daher nicht wie specifisch schwerere Körperchen in einer ruhigen Flüssigkeit verhalten. In seiner Mittheilung hat auf diesen Umstand schon Haberlandt[1]) aufmerksam gemacht und hervorgehoben, dass dadurch die Perceptionsfähigkeit der Organe für die Schwerkraftrichtung aufgehoben werden kann. Ich habe dies in mehreren Versuchen beweisen können. Für gewöhnlich betrifft ein so starker Reiz, der eine intensive Plasmaströmung hervorrufen kann, in der Wurzelhaube die zwei oder drei der Wunde direct anliegenden Zellschichten (bei *Vicia faba*). Bei *Pisum sativum* genügt zuweilen ein medianer Längsschnitt durch die Haube, um in den Zellen eine kräftige Strömung hervorzubringen, die die Stärkekörner mitreisst und diffus in der Zelle vertheilt.

So wurden z. B. 4—5 cm lange Keimwurzeln von *Pisum sativum* durch einen medianen, ein wenig bis hinter das Transversalmeristem geführten Längsschnitt verwundet und sodann im Dunkeln in feuchter Luft horizontal gelegt (T. = 19—21°). Nach 4 Stunden zeigen 3 Wurzeln eine normale geotropische Krümmung, 3 sind gerade, 1 krümmt sich unregelmässig. Nach 24 Stunden sind 4 Wurzeln normal geotropisch gekrümmt, 1 ist gerade, 2 unregelmässig gekrümmt. Nach weiteren 24 Stunden krümmt sich auch die bisher gerade gebliebene Wurzel. Mikroskopisch untersucht zeigen die geotropisch gekrümmten Wurzeln zahlreiche Stärkekörner in ihrer Haube, die sich wie specifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit verhalten. Die zwei unregelmässig

1) l. c.

gekrümmten Wurzeln zeigen in der Haube ebenfalls zahlreiche Stärkekörner, dieselben sind jedoch in den Zellen regellos vertheilt.

Im weiteren Versuche wurden die Wurzeln von *Pisum sativum* durch zwei etwa 0,2 mm von einander entfernte Medianschnitte verwundet und horizontal gelegt. Nach 24 Stunden sind 3 Wurzeln geotropisch gekrümmt, 3 krümmen sich unregelmässig, 1 ist gerade geblieben. Die ersten 3 Wurzeln zeigen in der Haube wie specifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit sich verhaltende Stärkekörner, die 3 unregelmässig gekrümmten und die gerade gebliebene Wurzel zeigen zahlreiche, regellos in den Zellen vertheilte Stärkekörner. Es zeigte sich bei Untersuchung der Schnitte in vivo, dass das Plasma der Haubenzellen in sehr langsamer Bewegung begriffen war; diese Bewegung war sofort nach Anfertigung dieser Schnitte zu beobachten. Auf ähnliche, mit *Vicia faba* ausgeführte Versuche werden wir noch kommen.

Ich meine, dass wir schon genug Beweise erbracht haben, dass die Zellen, welche mit Körperchen versehen sind, die sich wie specifisch schwerere, in einer Flüssigkeit befindliche Körper verhalten, die Perception des Schwerkraftreizes ermöglichen. Dabei sind eben die specifisch schwereren Körperchen ein unbedingt nothwendiger Bestandtheil des perceptorischen Organes.

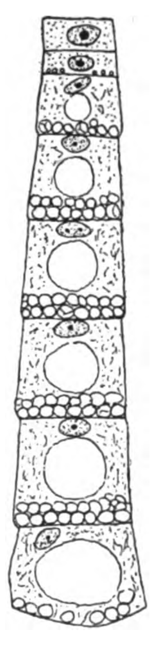
Wichtig wäre es noch, zu beweisen, dass die Stärkekörner einen Druck auf die physikalisch unteren Wände ausüben müssen, um die Perception zu ermöglichen. Ich habe in dieser Beziehung Versuche mit dem Welken der Wurzelspitzen angestellt. Es wurde schon (Capitel IV) bewiesen, dass in gewelkten Hauben die Stärkekörner entweder viel langsamer überfallen oder überhaupt ihre Bewegungsfähigkeit verlieren. Ich habe Wurzeln von *Vicia faba (maior)* mit feuchtem Fliesspapier umwickelt, jedoch die Spitzen unbedeckt gelassen und vertical (T. = 22° C.) eine halbe Stunde in relativ trockener Luft stehen gelassen. Nun wurden einige dieser Wurzeln umgekehrt aufgestellt. Nach 30 Minuten zeigen die Stärkekörner keine Lageveränderung[1]), die jüngsten Columellazellen ausgenommen. Hier haben sie die neue physikalisch untere Wand bedeckt. Die übrigen Wurzeln wurden in einer feuchten Luft horizontal gelegt. Erst nach 8 Stunden war die erste geo-

1) Die Zellen sind jedoch noch nicht abgestorben. Sie liessen sich wieder durch Zusatz von Wasser turgescent machen. Wohl sind sie aber stark beschädigt, wie das aus ihrem baldigen Absterben hervorgeht.



tropische Krümmung zu sehen. Sie betrug nach weiteren 3 Stunden 25°, 31°, 32°, 45°, 70°. Die äusseren Theile der Wurzelhaube waren abgestorben. Unter diesen abgestorbenen Theilen haben sich durch die Thätigkeit des Transversalmeristems neue Zellen mit specifisch schwereren Stärkekörnern gebildet. Die abgestorbenen Theile werden später abgeworfen. Es lassen sich zwar mit gewelkten Wurzeln keine exacten Versuche ausführen, doch lässt sich beobachten, dass schon ein kurz andauerndes Welken die Perceptionsfähigkeit und im Endglied also auch die Grösse der Reaction sehr herabsetzt.

Fig. 20.



Axile Zellreihe aus der Columella von *Roripa amphibia* (Reich. Imm. 1/12, Oc. 2).

VII. Die Reaction in der Wurzelhaube und die Veränderungen in den Zellen geotropisch gereizter Wurzelspitzen.

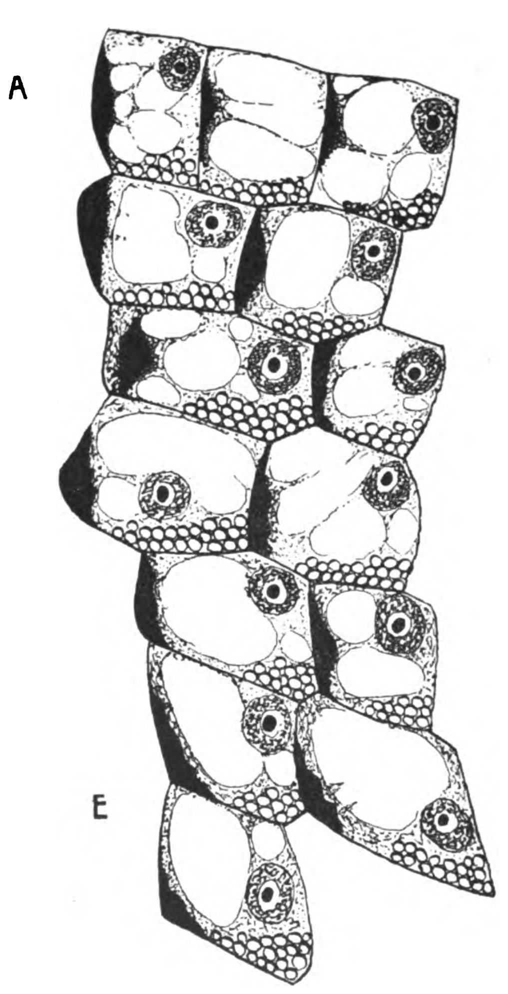
Czapek hat („Weitere Beiträge" p. 208) geotropisch gereizte Organe nach Ablauf der Präsentationszeit mikroskopisch auf sichtbare Veränderungen innerhalb der sensiblen Zone geprüft, er konnte jedoch keine Differenzen bei ungereizten und gereizten Wurzelspitzen feststellen. Mit „Massenbewegungen, Ausscheidungsvorgängen im sensiblen Protoplasma hat man es daher nicht zu thun, wenn ein geotropischer Reiz percipirt wird." Wir werden sehen, dass man nach Anwendung geeigneter Methoden dennoch solche Vorgänge feststellen kann. Hingegen konnte Czapek[1]) chemische Veränderungen in geotropisch gereizten Wurzelspitzen constatiren. Es fragt sich nun, ob diese Veränderungen wesentlich mit der Reaction zusammenhängen, oder vielmehr bloss nebensächliche Begleiterscheinungen vorstellen, wie darauf Noll[2]) richtig hingewiesen hat. Dasselbe gilt jedoch auch für die von mir in den Wurzelspitzen beobachteten Veränderungen. Dieselben stellen immerhin eine Reaction vor, welcher ein gewisses Interesse darum zukommt, weil sich nachweisen lässt, dass sie direct mit der Lage

1) Fr. Czapek, Weitere Beiträge, p. 208 ff.

2) F. Noll, Ueber Geotropismus, p. 485 ff.

der specifisch schwereren Körperchen in den sensorischen Zellen zusammenhängt. Dabei ist es a priori nicht ausgeschlossen, dass diese Veränderungen direct zu der Reizkette gehören, deren Endglied die Wurzelkrümmung ist.

Fig. 21.



Aus der Haube einer Keimwurzel von *Pisum sativum*, die aufwärts umgekehrt 3 Stunden gestellt und schon geotropisch gekrümmt war. A = die axilen Zellreihen, E = die äusseren Reihen.

Bei den positiv geotropischen Wurzeln ist das Protoplasma in den sensorischen Zellen ganz regelmässig diffus im Zellinneren vertheilt (Fig. 20). Das Centrum der Zelle wird von einer grossen oder mehreren kleineren Vacuolen eingenommen. Im letzteren Falle sieht man am Längsschnitt durch die Zelle schöne Plasmastränge ziehen, wie z. B. bei *Pisum sativum* (Fig. 21). Am eingehendsten habe ich diese Verhältnisse an Adventivwurzeln von *Roripa amphibia* untersucht. Hier sind die jüngsten Zellen der Columella, in welchen überfallende Stärkekörner erscheinen, vollständig von einem gleichmässig im Zellraume vertheilten Cytoplasma erfüllt, das an den mit Chromessigsäure oder mit Pikrineisessigschwefelsäure fixirten Präparaten sehr substanzarm erscheint. Es zeigte sich als feine Lamellen mit hie und da eingestreuten winzigen Körnchen

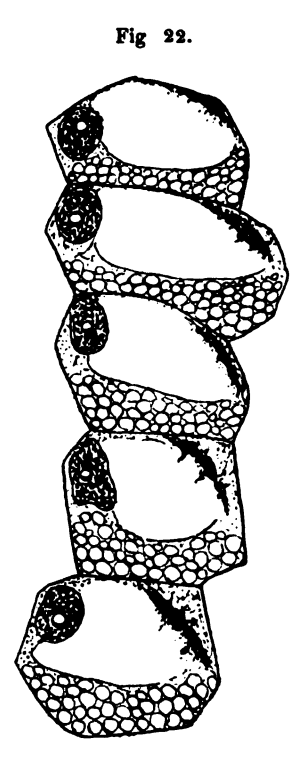
coagulirt (Fig. 20). In den älteren intensiver sich vergrössernden Zellen erscheint im Cytoplasma eine centrale Vacuole, zunächst klein, allmählich jedoch heranwachsend und fast immer streng kugelförmig. Der wandständige Plasmabeleg wird jedoch nie so dünn, wie bei normalen, älteren Zellen. An meinen Präparaten war er überall noch so mächtig, dass in ihm die Stärkekörner zwischen der Vacuolenwand und der seitlichen Zellwand immer noch ungehindert überfallen konnten. Die Vacuole zwingt die Stärkekörner, einen bestimmten Weg bei dem Ueberfallen einzunehmen, denn dieselben bewegen sich nach Umkehrung der Wurzeln immer den Seitenwänden entlang, nie durch das Centrum der Zelle, wo sich durch die Vacuole ein Plasmastrang bilden müsste. Die Vacuolenwand erscheint an den Präparaten stark, stärker als in normalen Zellen. Befinden sich die Pflanzenorgane in der Ruhelage, so berühren die Stärkekörner direct die äussere Plasmahaut. Ebenso die Kerne in Zellen, wo sie sich wie specifisch leichtere Körperchen verhalten. Wie schon hervorgehoben wurde, liegen die Kerne gewöhnlich den Stärkekörnern an, wenn sie sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten, seltener *(Trianea)* sind sie von den Körnern theilweise umgeben (Fig. 16).

Wird nun die Wurzel aus ihrer normalen Ruhelage in eine andere Lage gebracht, so fallen die Stärkekörner in den neuen physikalisch unteren Theil der Zellen über und berühren wiederum womöglich direct die äussere Plasmahaut. Der Kern steigt allmählich hinauf, bis er die physikalisch obere Plasmahaut berührt.

Unterdessen hat sich jedoch an der morphologisch — und in der Ruhelage auch physikalisch — unteren Plasmahaut ein dichter Plasmabeleg entwickelt, welcher der Partie, die unter normalen Verhältnissen, d. i. in der Ruhelage, von den specifisch schwereren Körperchen bedeckt ist, anliegt und viel dicker ist als die normale Plasmahaut, sodass er immer leicht zu erkennen ist, auch an Präparaten, die nicht mit speciellen Cytoplasmafarbstoffen behandelt wurden. Ich habe diese Verhältnisse an mit Chromessigsäure und Pikrineisessigschwefelsäure fixirten Präparaten untersucht. An beiderlei Präparaten sind diese dicken und dichten Plasmamassen gleich beschaffen. Sie erscheinen als dicke Lamellen oder Fäden, die der Zellwand parallel verlaufen und von zahlreichen Körnern umgeben sind, oder überhaupt nur aus zahlreichen Körnchen zusammengesetzt (Fig. 22). Sie tingiren sich mit Haematoxylin nach Heidenhain's Methode bei nicht zu weit getriebener Differenziation

als homogene schwarze Plasmamassen (Fig. 23), bei Durchfärbung des mit Pikrineisessigschwefelsäure fixirten Materiales mit Paracarmin als körnig-lamellöse, gelbe bis gelblichbraune Massen (Fig. 24, 26). Gewöhnlich sind diese Plasmamassen in der Mitte der von ihnen bedeckten Fläche am mächtigsten entwickelt und hier conisch hervorgewölbt, wie es die auf *Pisum sativum* sich beziehende Fig. 21 zeigt, ebenso in den seitlichen Zellreihen der Columella von *Ranunculus ficaria* (Fig. 23); in einigen Fällen sind sie sogar in der Mitte in einen oder mehrere Fäden ausgezogen (Fig. 27), schliesslich auch unregelmässig begrenzt, pseudopodienartige Fortsätze bildend, wie das bei *Cucurbita* (Fig. 25), oft bei *Allium cepa* (Fig. 22), *Brosimum microcarpum* (Fig. 27) u. s. w. zu finden ist. Dies verleiht diesen Plasmamassen zuweilen ein merkwürdiges sternförmiges Aussehen, wie ich das bei *Cucurbita pepo* beobachtet habe (Fig. 25).

Fig 22.



Aus der Wurzelhaube einer mehrere Tage horizontal wachsenden Wurzel von *Allium cepa*.

Es wurde gesagt, dass diese dichte Plasmamasse die Fläche bedeckt, wo während der Ruhelage die specifisch schwereren Körperchen liegen. Wenn sie nicht diese ganze Fläche bedecken, so liegen sie in der Mitte derselben, was jedoch nur für die mittleren Reihen der Columella gilt. In den äusseren schräg zur Organachse verlaufenden Reihen sind diese Plasmamassen nach aussen ein wenig verschoben. Dies ist z. B. aus der auf die Columella von *Pisum sativum* bezüglichen Fig. 21 zu ersehen, wo A die axilen Zellreihen der Columella bezeichnet, E die äusseren Reihen. In diesen sind die Plasmamassen deutlich nach aussen verschoben.

Die auffallenden Plasmamassen können, was ihre Entstehung betrifft, in zweierlei Weise gedeutet werden. Erstens, dass sie eine Ansammlung und Verdichtung des schon früher in der Zelle vorhandenen Plasmas bedeuten, oder dass an den erwähnten bestimmten Stellen ein dichtes Plasma sich ganz neu bildet. Aus

dem weiteren wird sich ergeben, dass es wahrscheinlicher ist, dass es sich um eine Ansammlung des schon in den „ruhenden" Zellen vorhandenen Cytoplasmas handelt.

Nach dem, was soeben über die Lage und Form dieser Plasmamassen gesagt wurde, lässt sich eine vollständige symmetrische Vertheilung derselben nur dann erwarten, wenn die Wurzeln so gestellt werden, dass kein Theil derjenigen Flächen von den Stärkekörnern bedeckt wird, denen dieselben in der Ruhelage anliegen, am sichersten also, wenn man die Wurzel mit ihrer Spitze nach

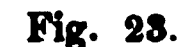
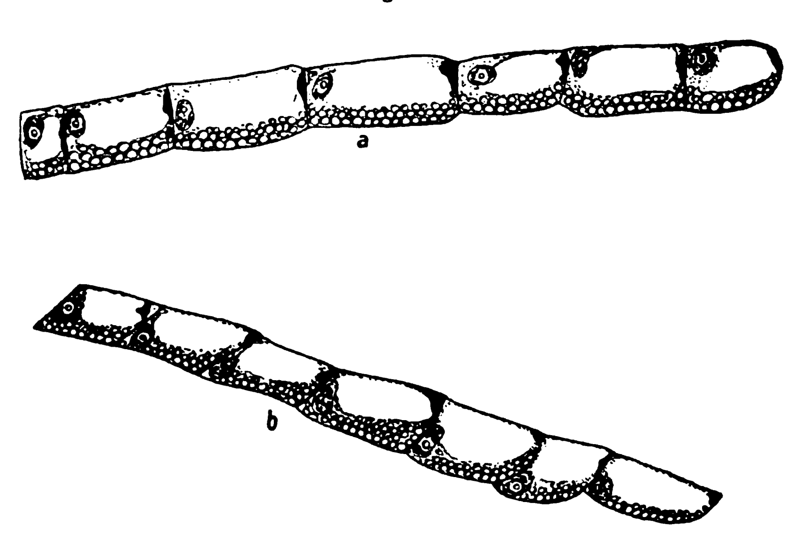


Fig. 23.



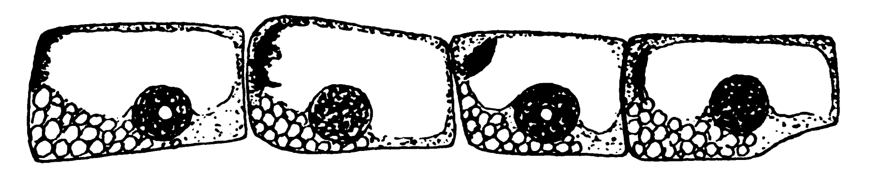
Zellreihen aus der Columella einer 3 Stunden horizontal liegenden Wurzel von *Ranunculus Ficaria*. *a* zenithwärts, *b* erdwärts gekehrte Reihe.

aufwärts umkehrt. Wird jedoch die Wurzel horizontal gelegt, so bleibt ein Theil der morphologisch unteren äusseren Plasmahaut mit den Stärkekörnern in Berührung, daher die Plasmaansammlung nur einen Theil der morphologisch unteren Fläche bedeckt, und ein wenig nach oben verschoben erscheint. Sehr schön sind diese Verhältnisse an jungen Wurzeln von *Ranunculus Ficaria* zu sehen, die später zu den bekannten Wurzelknöllchen anschwellen. Fig. 23a stellt eine fast axile Zellreihe aus der Columella vor und zwar aus einer Wurzel, welche 3 Stunden in horizontaler Lage sich befand. Die Plasmaansammlungen sind ganz wenig nach oben verschoben

und liegen nur denjenigen Theilen der morphologisch unteren Zellwände an, welche nicht mit den Stärkekörnern bedeckt sind. Die Plasmaansammlungen sind hier oft in einen Plasmastrang, der axil durch die Zelle zieht, ausgezogen.

Wenn das, was oben über die Grösse und Lage der Plasmaansammlung gesagt wurde, richtig ist, so muss dieselbe in den erdwärts (in einer horizontal liegenden Wurzel) gelegenen äusseren, divergenten Zellreihen nach oben verschoben werden, hingegen in den zenithwärts gelegenen Reihen grösser und der Mitte der morphologisch unteren Zellwände genähert sein. Thatsächlich kann man das in den Wurzeln beobachten und ich verweise in dieser Beziehung auf die Fig. 23*a*, 23*b*, deren Vergleich das soeben Gesagte bestätigt. Fig. 23*b* bezieht sich auf eine erdwärts gekehrte, äussere Columellareihe und zeigt kleine, nach oben verschobene Plasmaansammlungen. Fig. 23*a* stellt eine zenithwärts gelegene

Fig. 24.



Aus der Columella einer in der Ruhelage befindlichen Seitenwurzel erster Ordnung von *Vicia faba* (*maior*).

Reihe dar, welche viel grössere Plasmaansammlungen besitzt, die auch der Mitte der morphologisch unteren Zellwände mehr genähert sind als in den gegenüber liegenden Reihen.

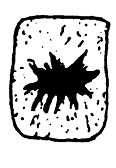
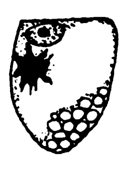
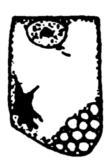
Ist die Wurzel symmetrisch gebaut, so sind auch in einer horizontal liegenden Wurzel diese Plasmaansammlungen symmetrisch zu einer verticalen durch die Wurzelachse verlaufenden Ebene vertheilt. Es giebt jedoch nur diese eine Ebene, welche die Wurzelhaube in zwei symmetrische, spiegelgleiche Hälften theilt.

Wird eine horizontal liegende Wurzel in Frontalschnitte d. h. horizontal geführte Schnitte zerlegt, so wird auch die durch die Organachse verlaufende Linie die Haube in zwei symmetrische Theile zerlegen. Die Plasmaansammlungen haben an solchen Schnitten meist eine sichelförmige Gestalt. Diese Verhältnisse lassen sich aus der Fig. 26 ersehen, welche einen Frontalschnitt aus einer 15 Minuten horizontal gelegenen, positiv geotropischen

Wurzel von *Allium cepa* vorstellt. Bei *Allium* ist die Plasmaansammlung nicht so einfach, wie bei den übrigen in dieser Beziehung von mir untersuchten Pflanzen (*Brosimum*, *Pisum*, *Vicia*, *Ficaria*). Bei den letztgenannten Pflanzen ist sie nämlich meist direct der Zellwand angedrückt (Fig. 21, 23, 27), während sie bei *Allium* von der Wand durch ein normales Cytoplasma getrennt wird. Zuweilen findet man diesen Fall auch bei *Vicia faba*, wo er jedoch seltener und nicht in allen Zellen auftritt, wie das aus Fig. 24 zu ersehen ist.

Ausdrücklich sei hier bemerkt, dass diese Ansammlung nicht schon früher entwickelt war, als die Wurzel sich noch in der Ruhelage befand und vielleicht nur von den Stärkekörnern verdeckt war. Auch an den feinsten Schnitten und bestfixirten Wurzeln konnte ich zwischen den Stärkekörnern kein dichteres Plasma feststellen. Die Ansammlung entsteht also erst, nachdem das Organ aus seiner Ruhelage gebracht wurde, wodurch die specifisch schwereren Körperchen zur Veränderung ihrer Lage gezwungen wurden. Und eben mit dieser Lageveränderung hängt die Ansammlung zusammen. Denn sie entsteht an der Fläche, wo in der Ruhelage des Organes die Körperchen liegen und zwar nur an den jetzt von denselben nicht bedeckten Theilen dieser Fläche.

Fig. 25.

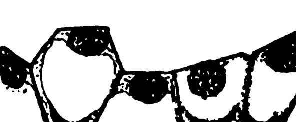
Plasmaansammlungen aus den perceptorischen Zellen von *Cucurbita pepo* (Reich. Imm. 1/18, Oc. 2).

Was geschieht nun, wenn die Wurzel durch eine geotropische Krümmung wieder in die Ruhelage zurückzukehren beginnt? Allmählich wird dabei die morphologisch untere Fläche wieder auch zur physikalisch unteren, die Körnchen nehmen allmählich dieselbe Lage ein, die sie vor dem Verschieben aus der Ruhelage hatten. Die Körperchen (in unserem Falle die Stärkekörner) kämen auf die von der directen Plasmaansammlung bedeckten Theile der Plasmahaut zu liegen, die Ansammlung weicht vor denselben jedoch in der Weise zurück, dass sie sich allmählich aufwärts verschiebt, schliesslich zur Seitenwand kommt, auf diese übertritt, immer kleiner und unscheinbarer wird, bis sie in dem Augenblicke verschwindet, wo die Wurzel ihre Ruhelage erreicht hat und die Stärkekörner dieselbe Lage einnehmen, die sie bei der Ruhelage

der Wurzel haben. Die vier halbschematischen Figuren 28 *a—d* stellen diesen ganzen Process halbschematisch vor und beziehen sich auf die axilen Zellen der Wurzelhaube von *Pisum sativum.*

Dies beweist klar, dass die dichte Plasmaansammlung eine Reaction auf die durch Verschiebung des Organs aus seiner Ruhelage hervorgebrachte Lageveränderung der specifisch schwereren Körperchen vorstellt. Da nun diese Lageveränderung eigentlich durch die directe, physikalische Wirkung der Schwerkraft zu Stande gebracht wird, so liegt hier eine Reaction auf den Schwerkraftreiz vor, wir könnten kurz sagen, eine geotropische Reaction, wenn diese Bezeichnung nicht zu Missverständnissen führen würde.

Fig. 26.



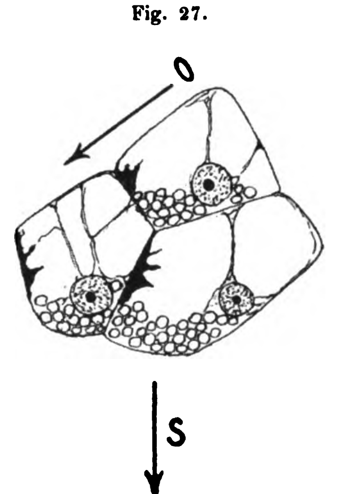
Horizontaler Medianschnitt aus einer 15 Minuten horizontal liegenden Adventivwurzel von *Allium cepa.*

Hier liegt also eine Reaction vor, welche durch einen Reiz hervorgerufen wurde, der offenbar mit dem Druck, den die specifisch schwereren Körperchen auf gewisse Theile der sensiblen Plasmahaut ausüben, direct zusammenhängt. Unter normalen Verhältnissen wird dieser Druck durch die physikalische Wirkung der Schwerkraft hervorgebracht, er könnte es jedoch wohl auch durch andere Kräfte, z. B. durch die Centrifugalkraft werden. Die Erregungszustände werden jedoch erst dann ausgelöst, wenn der Druck auf die gewissen Theile der Plasmahaut zu wirken aufhört, möglicher Weise auch wenn seine Grösse verändert wird. In unseren Versuchen haben wir jedoch sicher festgestellt, dass die Zelle zur Bildung einer dichten Plasmaansammlung an den erwähnten Theilen ihrer äusseren Plasmahaut gereizt wird, wenn auf dieselben der Druck der specifisch schwereren Körperchen einzuwirken aufhört, dass diese in der Ausbildung der Plasmaansammlung bestehende Reaction aufhört, wenn der Druck wieder auf die bestimmten Partien der Plasmahaut einwirkt. Die Schwerkraftrichtung wird hier also mit Hilfe des von den specifisch schwereren Stärkekörnern auf gewisse Partien der sensiblen äusseren Plasmahaut ausgeübten Druckes percipirt. Die in der Plasmaansammlung bestehende Reaction bringt allerdings nicht die Zellen

in ihre Ruhelage zurück; dies wird durch eine andere in anderen Zellen vollführte Reaction erreicht.

Da die Reaction direct mit der Lage der specifisch schwereren Körperchen zusammenhängt, so ist es wahrscheinlich, dass sie auch andauern wird, wenn man aus ihrer Ruhelage gebrachte Organe an der Rückkehr in dieselbe verhindert. In dieser Beziehung habe ich mehrere Versuche ausgeführt, welche das eben Gesagte bestätigten. Ich habe in engen Glasröhren Wurzeln von *Vicia faba*, *Helianthus annuus*, *Cucurbita pepo* vertical oder schräg aufwärts oder horizontal wachsen gelassen und mich von der Lage der specifisch schwereren oder leichteren Körperchen von Zeit zu Zeit überzeugt. In Fig. 29*a* ist die Lage der Stärkekörner und der Kerne in der Haube einer Wurzel angegeben, die 24 Stunden in einem Glasröhrchen horizontal zu wachsen genöthigt war; Fig. 29*b* bezieht sich auf eine in einem Röhrchen vertical aufwärts 24 Stunden wachsende Wurzel, die sich im Röhrchen ein wenig gekrümmt hat (Fig. 29*b*). Die Kerne verhalten sich immer noch wie specifisch leichtere, die Stärkekörner wie specifisch schwerere Körperchen. Da diese Wurzeln mit Alkohol fixirt wurden, liessen sie sich nicht zur Untersuchung der Plasmaansammlungen anwenden. Ich habe daher Zwiebeln von *Allium cepa* in eine mit fest zusammengedrückten feuchten Sägespänen erfüllte flache Schale gesetzt und keimen gelassen. Die Wurzeln wurden, an dem Boden derselben angekommen, genöthigt, horizontal demselben entlang zu wachsen. Diese horizontal gewachsenen Theile waren 4—5 cm lang, dies Wachsthum, das bei 16° C. vor sich ging, hat also sicher ziemlich lange (mehrere, etwa 4—5 Tage) gedauert und dennoch waren die Stärkekörner in dem physikalisch unteren Theile angesammelt, die Kerne im oberen Theile der Zellen gelegen. Wie aus Fig. 22 ersichtlich ist, ist die Plasmaansammlung, welche als Reaction auf die Aufhebung des Druckes auf die sensiblen Partien der Plasma-

Fig. 27.

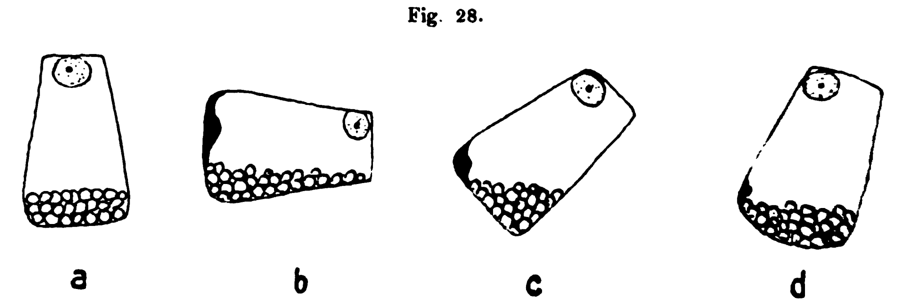


Perceptorische Zellen aus der Haube einer schief wachsenden Luftwurzel von *Brosimum microcarpum* (Reich. Imm. 1/12, Oc. 3).

haut auftritt, ganz deutlich und in gewohnter Intensität zu sehen. Die Reaction dauert also so lange, als die specifisch schwereren Körperchen keinen Druck auf die morphologisch unteren Flächen der äusseren Plasmahaut ausüben, mag dies auch mehrere Tage andauern. Sie ist also nicht vorübergehend, sondern dauert, so lange die Reizursache nicht verschwindet.

Die morphologisch unteren Flächen der äusseren Plasmahäute sind in den mit specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen bei positiv geotropischen Organen auf einen bestimmten Druck gestimmt. Ist dieser Druck nicht vorhanden, befinden sich die Zellen in einem Reizzustande, ungereizt sind sie nur bei dem Vorhandensein dieses Druckes. Die Stimmung auf einen bestimmten Druck könnte nun dadurch hervorgebracht worden sein, dass die

Fig. 28.

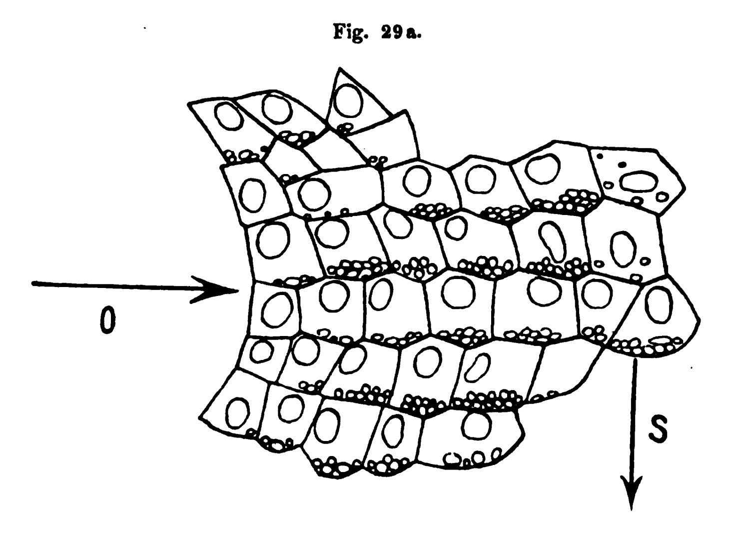


Schematische Darstellung der perceptorischen Zellen aus der Haube von *Pisum sativum*. *a* in Ruhelage, *b* 30 Minuten in horizontaler Lage, *c*, *d* während der Reaction, um die Verschiebung der Plasmaansammlung zu zeigen.

erwähnten Partien der äusseren Plasmahäute an einen bestimmten Druck — bildlich gesagt — gewöhnt sind. Wächst das Organ normal in seiner Ruherichtung, so drücken die Stärkekörner auf bestimmte Partien der äusseren Plasmahaut. Wird nun dieser Druck aufgehoben, so gerathen dadurch diese Plasmahäute in einen abnormen Zustand, der zu einer Reaction führt, welche in dem oben beschriebenen Erscheinen der Plasmaansammlung besteht. Diese Ansammlung zeigt einiges der traumatropen Reaction Aehnliches, welche ebenfalls durch abnorme, gewisse Theile der Plasmahaut treffende Verhältnisse hervorgerufen wird. Es könnte darnach erscheinen, dass die Reactionsfähigkeit auf eine Lageveränderung der specifisch schwereren Körperchen während der ontogenetischen Entwickelung der Zellen sich ausgebildet hat. Es lässt sich jedoch

beweisen, dass dies nicht der Fall ist. Ich habe oben erwähnt, dass in Wurzeln, welche ihrer Spitze durch einen Querschnitt beraubt wurden, sich nach einiger Zeit neue Zellen mit sinkenden resp. steigenden Körperchen entwickeln; wenn die Wurzel horizontal nach der Operation gelegt oder vertical aufgestellt wird, so sollte, nachdem sich in gewissen Zellen neue sinkende Körperchen entwickelt haben, in denselben an den morphologisch unteren Flächen der äusseren Plasmahaut keine Ansammlung eines dichten Cytoplasmas entstehen, da dieselben an keinen Druck „gewöhnt" sind, d. h. keine Stimmung auf einen Druck sich in denselben ontogenetisch entwickeln konnte. Dagegen findet man in Zellen, in

Fig. 29a.

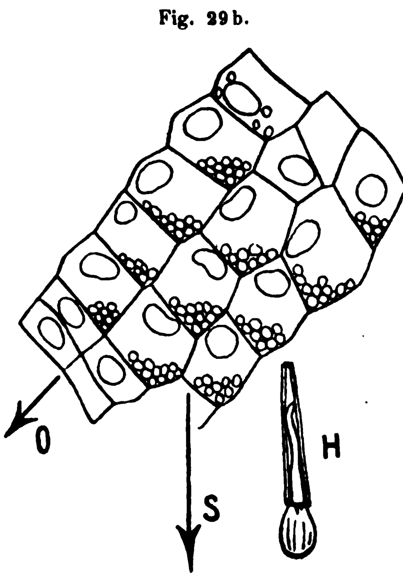


Columella einer 24 Stunden in horizontaler Lage gehaltenen Wurzel von *Helianthus annuus*. O = Wurzelachse, S = Schwerkraftrichtung.

welchen ganz neu sinkende Stärkekörner entstanden sind bei *Vicia faba*, auf welche sich meine diesbezüglichen Untersuchungen beziehen, eine deutliche Plasmaansammlung, welche eben an jenen Stellen localisirt ist, wo in der Ruhelage die Stärkekörner sich befinden sollten, jedoch bisher sich nicht befanden. Fig. 30 stellt eine Zellreihe aus dem Callus einer Wurzel von *Vicia faba* vor, die ihrer Spitze durch einen hinter dem Transversalmeristem geführten Schnitt beraubt und sodann horizontal gelegt wurde. Nach 4 Tagen war sie schon ein wenig geotropisch gekrümmt und wurde in Pikrineisessigschwefelsäure fixirt. Sinkende Stärkekörner erschienen bei ähnlich behandelten Wurzeln zuerst in den callusartig

verlängerten Periblemzellen und in den fixirten Wurzeln liess sich ganz sicher feststellen, dass an den morphologisch unteren Partien der äusseren Plasmahäute dichte Plasmaansammlungen entstanden sind, obzwar eben diese Partien noch nie einen Druck der specifisch schwereren Stärkekörner zu erleiden hatten. Diese Ansammlung ist schon nach den eben erforschten Regeln localisirt, sie bedeckt nämlich nur jene Theile der morphologisch unteren Plasmahäute, welche in der Ruhelage mit specifisch schwereren Stärkekörnern bedeckt wären, jetzt es jedoch nicht sind. Sie ist theilweise auch auf die Seitenwände gestiegen, jedoch nur an einen beschränkten Theil ihrer Fläche.

Fig. 29 b.



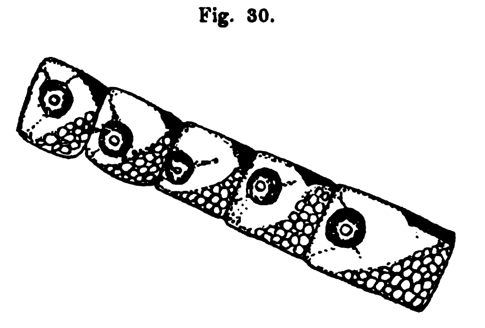
Aus der Haube einer 24 Stunden in einem Glasröhrchen (H) schief aufwärts wachsenden Wurzel von *Helianthus annuus*. O = Wurzelachse, S = Schwerkraftrichtung.

Man muss daher annehmen, dass in den Plasmahäuten eine Stimmung (Disposition) auf einen bestimmten Druck ganz unabhängig von dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein desselben entsteht und zwar an einem ganz bestimmten Theile der äusseren Plasmahaut, der in der Ruhelage als physikalisch unterer von den specifisch schwereren Körperchen bedeckt wäre. Diese Flächen müssen qualitativ von den übrigen Theilen der Plasmahaut verschieden sein, ihre Differenzirung erfolgt aus inneren Ursachen. Die soeben nachgewiesenen qualitativen Differenzen verschiedener Theile des sensiblen Plasmas einer und derselben Zelle haben für die Theorie der Perception des Schwerkraftreizes eine grosse Bedeutung, wie später nachgewiesen werden soll.

Betrachtet man die mit leicht beweglichen, specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen für sich allein, so sieht man, dass sie nur dann in Ruhe sich befinden, wenn die Körperchen auf eine bestimmte Fläche ihrer äusseren Plasmahäute drücken, in jeder übrigen Lage werden sie gereizt. Dieser Zustand dauert so lange, bis die Zelle wieder in die Ruhelage zurückkehrt. Parallel

mit diesen Erscheinungen gehen jedoch die Erregungszustände in dem ganzen Organ. Auch dieses wird gereizt, wenn es aus seiner Ruhelage verschoben wird; es lassen sich in demselben nach Czapek jetzt chemische Unterschiede im Vergleiche mit den Eigenschaften der ungereizten Organe feststellen, welche ebenso verschwinden, wenn das Organ in die Ruhelage zurückkehrt. Ob jedoch diese Processe und besonders jene Reaction, welche als Krümmung auftritt, mit der Reaction in den mit specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen, die in der beschriebenen Plasmaansammlung zu Tage tritt, direct zusammenhängen, lässt sich nicht sicher beweisen. Immerhin lässt sich dieselbe als Anzeichen betrachten, ob die erwähnten Zellen geotropisch gereizt sind oder nicht. Nun haben wir nachgewiesen, dass diese Zellen in Diensten der Perception des Schwerkraftreizes stehen und dass bei derselben den specifisch schwereren Körperchen eine wichtige Rolle zukommt. Es müssen daher in den perceptorischen Zellen die ersten Glieder der Reizkette verlaufen und es ist nicht unmöglich, dass hier Veränderungen auftreten, die sich als Reactionen (obzwar nicht Endreactionen) auf den Schwerkraftreiz direct beobachten lassen. Die Plasmaansammlungen stellen nun die erste sichtbare — wenigstens nach den vorliegenden Daten – Reaction vor, denn sie erscheint z. B. bei *Pisum* schon 15 Minuten nach dem Verschieben der Wurzel aus der Ruhelage. Und es ist nicht ausgeschlossen, dass die Veränderungen in der Plasmavertheilung in den perceptorischen Zellen thatsächlich ein Glied der Hauptreizkette sind, deren Endglied die Krümmung ist. Da sich in den typischen Wurzeln die perceptorischen Zellen an der Krümmung nicht direct betheiligen, da die Krümmungszone erst hinter der Haube beginnt, so müssen die Erregungsvorgänge in diese Zone übertragen werden. Lässt sich vielleicht nicht eine Uebertragung ähnlicher Erscheinungen, wie sie sich in den perceptorischen Zellen

Fig. 30.



Zellreihe aus dem Wundcallus einer Wurzel von *Vicia faba*, die durch einen hinter dem Transversalmeristem geführten Schnitt der Spitze beraubt wurde. 4 Tage nach der Verwundung. Die Wurzel krümmte sich schon geotropisch.

abspielen, in die motorische Zone beobachten? Dem ist thatsächlich so. Bald nachdem in den Haubenzellen die Ansammlungen entstanden sind, sieht man auch in den Pleromzellen — und zwar sind es meist die grossen Zellen, denen später specielle Differenziationen zu Theil werden, auf welche sich dies bezieht — an den gegen die Haube gekehrten Wänden starke und dichte Plasmaansammlungen. Dieselben sind jedoch nicht so scharf begrenzt und vom übrigen Plasma verschieden, wie in den perceptorischen Haubenzellen. Auch ist zu bemerken, dass sie nicht in den direct am Vegetationspunkt gelegenen Zellen entstehen, sondern ein wenig hinter demselben. Von hier treten die Ansammlungen allmählich in den älteren Pleromzellen auf; ihre Form ist in Fig. 21 für *Pisum sativum*[1]) dargestellt, in Fig. 32 für *Iris*. Bei dieser Pflanze treten sie auch im Periblem auf. Auffallend sind dieselben besonders bei *Hyacinthus orientalis*. Für gewöhnlich sind die Ansammlungen ziemlich schwach, man kann sie nur an Präparaten besser sehen, welche mit Haematoxylin nach Heidenhain's Methode tingirt und wenig differenzirt wurden. In den Zellen, welche Ansammlungen zeigen, sind dieselben als intensiv schwarz gefärbtes, den akroskopen Wänden anliegendes Plasma zu beobachten.

Verstärken kann man solche Ansammlungen, wenn man die geotropisch gereizten Wurzeln an ihrer Krümmung verhindert[2]). Wurzeln von *Hyacinthus*, die in Töpfen wachsen und genöthigt sind, die Ruhelage zu verlassen, zeigen die schönsten Ansammlungen. An *Helianthus*-Wurzeln, die in horizontal gelegten Röhrchen zu wachsen genöthigt waren, liessen sich die Ansammlungen in besonderer Intensität noch 24 Stunden nach dem Horizontallegen beobachten.

Obzwar es zur genaueren Kenntniss dieser Erscheinungen noch weitere Untersuchungen auszuführen nöthig ist, lässt sich schon jetzt sagen, dass sich in geotropisch gereizten Wurzeln von dem Vegetationspunkt aus eine Bildung von Plasmaansammlungen an den akroskopen Zellwänden allmählich fortpflanzt, welche in mancher

---

1) Nach Umkehrung der Wurzel mit der Spitze aufwärts war hier die Ansammlung nach 30 Minuten 0,3 – 0,5 mm im Plerom vom Vegetationspunkt entfernt zu sehen, nach weiteren 30 Minuten 0,3—0,9 mm, nach nochmals 30 Minuten 0,29—1,2 mm.

2) Dazu dürfen nicht sich verengende Glasröhrchen benutzt werden, da durch dieselben zuweilen gerade entgegengesetzte Plasmaansammlungen in den Zellen hervorgebracht werden.

Beziehung den in den perceptorischen Zellen auftretenden ähnlich ist. Da nur die mit specifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen den Schwerkraftreiz percipiren, so mussten sich aus diesen die Vorgänge verbreitet haben, die zu Plasmaansammlungen in der motorischen Zone führen. Und da der Effect dieser Vorgänge im

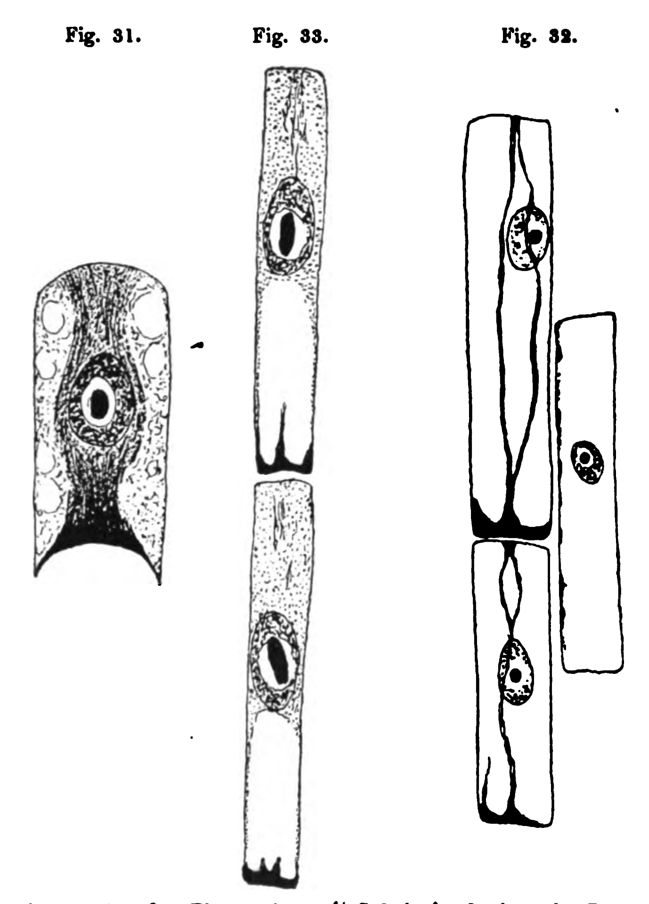


Fig. 31: Aus dem Plerom einer 3½ Std. in der horizontalen Lage befindlichen Wurzel von *Pisum sativum*. Fig. 32: Aus dem Periblem einer geotropisch gereizten Wurzel von *Iris germanica*. Fig. 33: Aus einer in Ruhelage befindlichen Seitenwurzel erster Ordnung von *Vicia faba* (Plerom 0,9 mm vom Vegetationspunkt entfernt).

Plerom wie in den perceptorischen Zellen selbst sehr ähnlich ist, so ist es wahrscheinlich, dass sich aus den perceptorischen Zellen dieselben Vorgänge, welche hier die Ansammlung hervorgebracht haben, in die Pleromzellen der motorischen Zone fortgepflanzt haben.

Ob nun diese Vorgänge zu derjenigen Reizkette gehören, deren Endglied die Krümmung ist, lässt sich nicht nachweisen, ausgeschlossen ist es jedoch nicht.

Die Plasmaansammlung dauert in den Pleromzellen, solange die Wurzel geotropisch gereizt ist. Sie verschwindet, wenn dieselbe in die Ruhelage zurückgekehrt ist.

Vom theoretischen Standpunkte ist es sehr interessant zu wissen, wie sich die Plasmaansammlungen in plagiotropen Organen verhalten, z. B. bei den Nebenwurzeln. Ich habe Seitenwurzeln erster Ordnung von *Vicia faba, Allium cepa* und Luftwurzeln von *Brosimum microcarpum* eingehender untersucht. Es wurden in ihrer Ruhelage sich befindende Wurzeln fixirt, bei *Vicia* und *Allium*

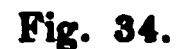
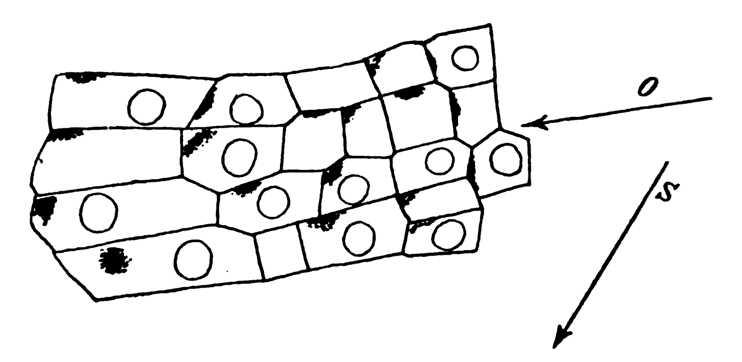


Fig. 34.



Columella der Nebenwurzel erster Ordnung von *Vicia faba*. Verticaler Längsschnitt, um die Lage der Plasmaansammlungen zu zeigen.

solche, welche bei constanten äusseren Bedingungen im Dunkeln gewachsen sind. In der Columella der Wurzelhaube giebt es hier immer Plasmaansammlungen, welche dieselbe Lage einnehmen, wie in gleich gestalteten um den Betrag des Grenzwinkels der Seitenwurzeln aus der verticalen Lage verschobenen positiv geotropischen (orthotropen) Wurzeln (Fig. 34). In dieser Beziehung verhalten sich also Nebenwurzeln, wie orthotrope positiv geotropische Wurzeln. Ihre perceptorischen Zellen befinden sich also auch in der Ruhelage des Organes im Reizzustande. Dass die Plasmaansammlungen nicht schwächer sind als in geotropisch gereizten Hauptwurzeln, beweisen die Fig. 27 und 34, von denen sich die erste auf eine schief am Licht wachsende Wurzel von *Brosimum*, die zweite auf

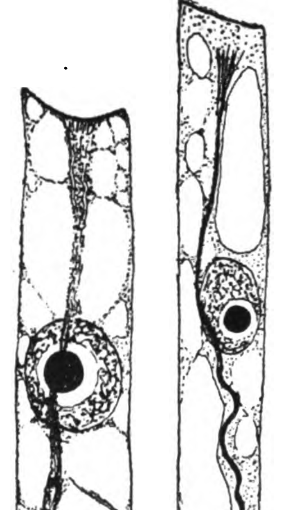
eine im Dunkeln wachsende Seitenwurzel erster Ordnung von *Vicia faba* bezieht.

Es ist auch interessant, dass sich zuweilen im Plerom der Seitenwurzeln einseitige Plasmaansammlungen beobachten lassen, welche vollständig denen entsprechen, welche in geotropisch gereizten orthotropen Wurzeln zu sehen sind. Auch diese Ansammlungen können ziemlich stark sein, wie es die Fig. 35*a* und 35*b* zeigen, welche dem Plerom derselben Wurzel entnommen sind, von der einige perceptorische Zellen in Fig. 27 dargestellt wurden.

Die eben angeführten Thatsachen beweisen, dass sich die Seitenwurzeln nicht in ungereiztem Zustande befinden, wenn sie die sog. Ruhelage einnehmen. Für die Feststellung der Ursachen, welche die Stellungen der Seitenwurzeln bedingen, ist das Studium der Localisirung der Plasmaansammlungen in den perceptorischen Zellen sehr wichtig und ich werde mich im zweiten Theile meiner Arbeit eingehend mit diesem Gegenstand beschäftigen.

Vorläufig genügen für die Kenntniss der bei orthotropen Organen abwaltenden Verhältnisse die eben angeführten Beobachtungen über die Reaction in den perceptorischen Zellen der typischen Wurzeln.

Fig. 35.



Aus dem Plerom schiefwachsender Luftwurzeln von *Brosimum microcarpum*. *a* 0,5 mm, *b* 1 mm vom Vegetationspunkt entfernt (Reich. Imm. 1/12, Oc. 3).

VIII. Die Perception des Schwerkraftreizes.

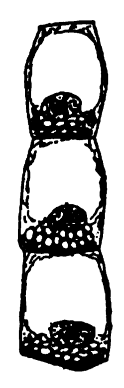
Wir haben bisher bewiesen, dass die Perception des Schwerkraftreizes in bestimmten Zellen vor sich geht, welche mit specifisch schwereren, auf die äussere Plasmahaut sinkenden und einen Druck ausübenden Körperchen, oft auch gleichzeitig mit specifisch leichteren Körperchen versehen sind.

Der Reiz wird in der äusseren Plasmahaut percipirt, in unserem Fall einerseits durch den Druck auf dieselbe, andererseits

durch das Fehlen resp. Aufhören eines Druckes. Doch ist die Reaction unter normalen Verhältnissen einseitig polarisirt, und es lässt sich daraus a priori auf einige nothwendige Eigenschaften der sensiblen Plasmahäute folgern.

Bei orthotropen in der Ruhelage befindlichen Organen liegen die specifisch schwereren Körperchen an den morphologisch und physikalisch unteren Plasmahäuten, das Organ zeigt bei dieser Lage weder in den perceptorischen Zellen noch in der motorischen Zone Erscheinungen, die darauf schliessen liessen, dass es gereizt wird. Sobald jedoch dieser Druck kleiner wird, erscheint in den perceptorischen Zellen die beschriebene Reaction, das Plasma sammelt sich nämlich an den von Stärkekörnern bedeckten Flächen dicht an. Ob eine solche Reaction auch bei einer Steigerung des Druckes erfolgt, konnte ich nicht untersuchen, es liesse sich dies jedoch mit Hilfe eines Centrifugalapparates entscheiden. Eine Verminderung des Druckes habe ich durch Eingypsen der Wurzeln erreicht. Die eingegypsten 3—4 cm langen Wurzeln von *Vicia faba* standen vertical im Dunkeln, nach 48 Stunden wurden sie befreit und in Pikrineisessigschwefelsäure fixirt. Obzwar noch die morphologisch und physikalisch unteren Flächen mit Stärkekörnern bedeckt waren, liess sich zwischen denselben sowie an der äusseren Plasmahaut eine dichte, körnige Plasmaansammlung feststellen (Fig. 36), welche allerdings ein wenig schwächer entwickelt war, als wenn durch Umkehrung der Wurzel die morphologisch unteren Plasmahäute völlig vom Drucke befreit werden.

Fig. 36.



Aus der Columella einer 48 Std. eingegypsten Keimwurzel von *Vicia faba.*

Dabei lässt sich nicht beobachten, dass durch diesen Reiz irgend welche einseitige Reaction hervorgebracht wird, denn die befreiten Wurzeln, wenn sie sich früher in verticaler Stellung befanden, wachsen gerade fort.

Allerdings treten in eingegypsten Wurzeln bald abnorme Verhältnisse auf, welche dieselben der Reactionsfähigkeit berauben und zwar früher noch, ehe die specifisch schwereren Körperchen aus der Haube vollständig verschwunden sind. Eingehendere Angaben hat in dieser Beziehung Czapek[1]) gemacht. Man könnte meinen,

1) Fr. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus, p. 279 ff.

dass die Unfähigkeit zu reagiren mit dem Ausbleiben der Perception zusammenhängt und diese vielleicht durch die Verminderung der Stärkesubstanz in der Haube, d. h. der Masse der specifisch schwereren Körperchen, verursacht wird.

Thatsächlich beobachtet man, dass in entgypsten Wurzeln die Masse der specifisch schwereren Körperchen eine gewisse Grösse erreichen muss, ehe die Wurzeln perceptionsfähig sind, doch lassen sich in dieser Beziehung keine exacten Angaben anführen.

Wir können theoretisch folgern, dass die perceptorischen Zellen auch dann gereizt werden, wenn überhaupt in der Zelle kein Druck auf die äusseren Plasmahäute ausgeübt wird, wie dies zu Stande käme, wenn man z. B. die specifisch schwereren Körperchen aus den Zellen entfernen würde. Man könnte dies auch durch Rotation am Klinostaten erreichen, wenn man die Umdrehungszeit in einem solchen Verhältniss zur Bewegungsfähigkeit der specifisch schwereren Körperchen wählen würde, dass dieselben nicht bis auf die jeweilig physikalisch unteren Häute fallen könnten. Die Versuche mit orthotropen Pflanzenorganen (eingegypsten Wurzeln) lehren, dass unter diesen Umständen keine einseitig polarisirte Reaction auftritt. Die Reaction kann bloss auf die Plasmaansammlungen beschränkt bleiben.

Ob jedoch am Klinostaten in den bisherigen Versuchen solche Verhältnisse realisirt waren, kann ich nicht angeben. So viel folgt jedoch aus unseren bisherigen Betrachtungen, dass nur unter den oben erwähnten Bedingungen die geotropischen Wirkungen am Klinostaten wirklich ausgeschaltet sind. Wenn die Pflanze in der Weise rotirt, dass die specifisch schwereren Körperchen allmählich auf die jeweilig physikalisch unteren Plasmahäute überrollen, so kommt eine intermittirende Reizung zu Stande, welche zwar ebenfalls keine einseitige Reaction hervorbringt, jedoch leicht eine allseitige auslösen kann. Thatsächlich ist es möglich, dass es sich in dem bekannten Verhalten der Grashalmknoten am Klinostaten, welches von Elfving[1]) entdeckt wurde, um eine solche Reaction handelt, während sich in anderen Fällen keine Wirkung einer allseitig intermittirenden Reizung nach Elfving[2]) und Schwarz[3]) nachweisen lässt. Aehnliche Gesichtspunkte haben Noll bei Be-

1) Elfving, Oefver. af Finska vetenskap Soc. Förhandlingar, 1884.
2) Elfving, Acta Soc. Scient. Fennic. 1880, Bd. 12.
3) Fr. Schwarz, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, 1881.

urtheilung der Wirkungsweise des Klinostaten geführt (Heterogene Induction, p. 12 und 35, Ueber Geotropismus, p. 459 ff.) und seine Anschauung findet durch unsere Untersuchungen eine glänzende Bestätigung.

Einseitige Reactionen kommen bei orthotropen Organen nur dann zu Stande, wenn die specifisch schwereren Körperchen einen einseitigen Druck auf eine Seitenhaut ausüben, wie ein solcher bei jeder Stellung des Organes, die zwei verticalen ausgenommen, ausgeübt wird. Zwar wird auch in der stabilen Ruhelage auf die unteren Theile der Seitenwände ein gewisser Druck ausgeübt, derselbe ist jedoch ziemlich klein und entweder an allen Seiten der seitlichen Zellwände gleich gross, oder, wie in der Wurzelhaube, zwar an den inneren Seitenwänden der äusseren Columellazellen grösser als an den inneren, es sind hier jedoch diese Zellen symmetrisch allseitig um die Organachse vertheilt, sodass auch hier keine einseitige Reaction ausgelöst werden kann. Ausserdem zeigt das Studium der „geotropischen“ Plasmaansammlungen, dass die unter normalen Verhältnissen von den specifisch schwereren Körperchen bedeckten Theile der Seitenhäute ebenso beschaffen sind, wie die unteren Flächen, deren Reizung keine einseitige Reaction hervorbringt.

Ebenso wird keine einseitige Reaction ausgelöst, wenn die Wurzeln umgekehrt aufwärts gestellt werden, wie Czapek[1]) nachgewiesen hat. Da berühren die specifisch schwereren Körperchen die morphologisch oberen Plasmahäute und einen ringsum gleichen Theil der Seitenhäute, in den äusseren Columellazellen bei den Wurzeln auch einen grösseren Theil der äusseren als der inneren Plasmahäute. Für die Wurzeln kommt dabei wieder in Betracht, dass die eventuellen Reizungen symmetrisch um die Wurzelachse vertheilt sind und daher keine einseitige Reaction hervorbringen. Einer solchen Symmetrie entbehren jedoch manche Stengelorgane, z. B. die Stengel der Keimpflanzen von *Pisum sativum*. Da nun bei denselben in inverser Stellung keine einseitige Reaction ausgelöst wird, so kann man schliessen, dass hier bei gleichmässiger Vertheilung des Druckes auf die morphologisch oberen Flächen der Plasmahäute keine einseitige Reaction ausgelöst wird. Doch gilt dies nur für den Fall, wo diese Flächen einen überall gleichmässigen Druck erleiden. Wenn an einem Theile der Druck

1) Czapek, Untersuchungen über Geotropismus, p. 290 ff.

grösser wird als an dem anderen, so sind schon Bedingungen gegeben, wo eine einseitige Reaction auftreten könnte.

Bei den Wurzeln wäre es überhaupt möglich, dass durch einen auf die oberen Flächen der Plasmahäute ausgeübten Druck eine einseitige Reaction ausgelöst werden kann. So z. B., dass durch denselben Vorgänge hervorgebracht werden, die ein Convex- oder Concavwerden der Wurzelspitze an jener Flanke, wo diese Zelle liegt, zur Folge haben könnten, wenn nicht solche Reizungen symmetrisch um die Wurzelachse vertheilt wären, wodurch sie sich gegenseitig aufheben. Leider haben es mir die intensiven traumatropen Krümmungen der Wurzelspitzen unmöglich gemacht, durch geeignete Operationen diese Frage zu lösen.

So viel ist sicher, wie schon hervorgehoben wurde, dass eine einseitige Reaction hervorgebracht wird, wenn die specifisch schwereren Körperchen einer seitlichen Plasmahaut anliegen, es wird dies natürlich immer die physikalisch untere sein. Die Reaction erfolgt dann so, dass bei negativ geotropischen Organen die Zellwände, denen die specifisch schwereren Körperchen anliegen, convex werden, d. h. im Endresultate mehr sich verlängern, als die physikalisch oberen Zellwände. Für positiv geotropische Organe gilt das Umgekehrte; hier werden nämlich convex (länger) die physikalisch oberen Zellwände. Diese Endreaction wird natürlich erst durch verschiedene complicirte vorausgehende Vorgänge eingeleitet, was besonders für mehrzellige Organe, mit denen wir meist operirt haben, gilt.

Es giebt Organe, bei welchen die perceptorischen Zellen auch direct reagiren, und da liegen die Verhältnisse am einfachsten. So z. B. die Coleoptilenspitze der Graskeimlinge. Bei *Avena* und *Panicum* sind fast alle Zellen der Coleoptilenspitze mit sinkenden Stärkekörnern versehen, und der geotropische Reiz ist so stark, dass diese Partie, obzwar sie relativ langsam wächst, die erste ist, welche sich aufwärts krümmt[1]). Hier wirkt der Reiz direct in denselben Zellen, in welchen er percipirt wird. Wenn wirklich die äussere sensible Plasmahaut auch bei der Ausführung der Reaction die wichtigste Rolle spielt, so wird hier die Reizkette ziemlich einfach sein.

Complicirter gestalten sich die Sachen in Organen, wo der Reiz nur in bestimmten Zellen der motorischen Zone percipirt

1) W. Rothert, Ueber Heliotropismus, p. 189.

wird, wie z. B. in den Grashalmknoten. Da muss schon aus den Zellen der Stärkescheide oder der Stärkesicheln der Reiz in andere Zellen übergeführt werden und dabei muss die Polarisation des Reizes erhalten bleiben. Es giebt weiter Organe, wo die perceptorischen Zellen von der motorischen Zone vollständig getrennt sind, wie das in den Wurzeln der Fall ist, oder wie es für die späteren Stadien der geotropischen Reaction in den Kotyledonen der Graskeimlinge gilt. Da muss der Reiz parallel mit der Organachse in die motorische Zone geführt werden und er muss dabei ebenfalls seine Polarisation behalten. Es ist hier von vornherein klar, dass dies kaum möglich wäre, wenn sich der Reiz durch das bewegliche, veränderliche Cyto- (Tropho-) plasma fortpflanzen würde. Es ist daher wahrscheinlich, dass die Reizleitung in den ruhenden äusseren Plasmahäuten oder in ruhenden speciellen Structuren vor sich geht. Immer wiederholt sich jedoch die Erscheinung, dass bei den positiv geotropischen Organen die physikalisch unteren Flächen concav werden und dass Umgekehrtes bei negativ geotropischen Organen gilt.

Während die die Stärkescheide bildenden Zellen am Querschnitt viereckig erscheinen, somit vier Seitenwände besitzen, sind die perceptorischen Zellen der Coleoptilenspitze sowie der Wurzeln am Querschnitt mehreckig, besitzen also mehrere Seitenwände (Fig. 11). Sind alle diese Seitenwände gleich perceptionsfähig und was die Reaction betrifft, qualitativ gleich sensibel? Was die Stengelorgane betrifft, hat in dieser Beziehung Haberlandt[1]) einige Versuche ausgeführt, welche beweisen, dass bei *Tradescantia virginica* sowohl die Radial- als auch die Tangentialwände sensibel sind. Was den bekannten Sachs'schen Lamellenversuch, der auch von Noll und Czapek ausgeführt wurde, betrifft, so könnte es sich bei demselben thatsächlich um eine geringe oder vollständig fehlende Empfindlichkeit der radialen Wände handeln, wenn es sich hier nicht direct um die Reactionsunfähigkeit und nicht um Unempfindlichkeit handelt. Mit Wurzeln hat einige hier zu verwerthende Versuche schon Frank[2]) ausgeführt, weiter Sachs und Czapek. Sachs[3]) hat mit Keimwurzeln von *Faba* Versuche angestellt, in welchen der Wurzel durch zwei tangentiale Längs-

1) G. Haberlandt, l. c.
2) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig, 1868, p. 47 ff.
3) J. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln, p. 469 ff.

schnitte die Rinde rechts und links abgespalten wurde: da krümmt sich die den Strang enthaltende Mittellamelle energisch abwärts, mögen die Schnittflächen und also auch die Lamellen horizontal oder vertical orientirt sein. In feuchter, lockerer Erde krümmen sich geotropisch auch gespaltene Wurzeln, deren Hälften übereinander liegen. Dass die Längshälften der gespaltenen Wurzeln geotropisch empfindlich sind, war schon Ciesielski[1]) und Frank bekannt, doch wird die geotropische Reaction meist durch die Einwärtskrümmung der beiden Hälften verdeckt. Czapek[2]) hat jedoch Versuche angestellt, welche zu positiven Resultaten führten. Keimwurzeln von *Vicia faba* wurde die eine Längshälfte der 2 mm langen vordersten Wurzelspitze abgetragen, die Wurzeln 24 Stunden nach der Operation vertical stehen gelassen und sodann horizontal gelegt, meist so, dass die Schnittfläche vertical orientirt war. Die meisten Wurzeln krümmten sich längstens nach 24 Stunden geotropisch.

Nach unserer Auffassung befindet sich bei typischen Wurzeln der perceptorische Apparat in der Wurzelhaube und zwar in den axilen Zellreihen; es genügt daher, gewisse Theile der Haube zu entfernen, um über die Sensibilität der Plasmabelege der Seitenwände ins Klare zu kommen. Doch ist dabei nöthig, einen Umstand immer in Erwägung zu ziehen. In den der Wundfläche anliegenden intacten Zellen verbreiten sich die specifisch schwereren Körperchen regellos in der Zelle, was wahrscheinlich mit den durch den Wundreiz hervorgebrachten Plasmaströmungen zusammenhängt, wie darauf schon Haberlandt hingewiesen hat[3]). Meist sind jedoch zwei bis drei Zellschichten von derartigen Krümmungen betroffen und es ist möglich, dass hierin die Ursache liegt, warum unter Umständen dünne Lamellen nicht perceptionsfähig sind. So habe ich z. B. in medianen Lamellen aus der Haube von *Vicia*-Wurzeln, wenn sie dünner waren als 0,5 mm, immer solche Verhältnisse getroffen. Daher ist es nöthig, nach Beendigung des Versuches die Objecte mikroskopisch zu prüfen.

I. 3—4 cm langen Keimwurzeln von *Vicia faba typ.* wurden die beiden lateralen Theile der Haube entfernt, sodass nur eine Mittellamelle zurückgeblieben ist, die etwa 0,5 mm dick war. Sodann

---

1) Ciesielski, l. c.

2) Fr. Czapek, Weitere Beitr. etc., p. 202 f.

3) Vergl. p. 145.

wurden die Wurzeln in feuchte Sägespäne gelegt (bei 19° C.) und zwar lag die Lamelle bei einigen Wurzeln horizontal (*a*), bei anderen vertical (*b*). Nach 24 Stunden liessen sich folgende geotropische Krümmungen feststellen:

a) 45°, 32°, 20°, 0°, 0°, 0° [1]),
b) 90°, 85°, 50°, 45°, 0°, 0°.

II. Die Hälfte der Haube wurde ähnlichen Wurzeln entfernt und dieselben horizontal gelegt. Einmal war die Schnittfläche horizontal und die übriggebliebene Haubenhälfte oben (*a*), das anderemal unten (*b*), schliesslich war die Schnittfläche bei einigen Wurzeln vertical (*c*). In allen diesen Fällen combinirte sich die Darwin'sche Krümmung mit der geotropischen. Hierin sind die Ursachen des Unterschiedes zwischen der Reactionsgrösse bei *a* und *b* zu suchen. Die geotropischen Krümmungen betrugen nach 24 Stunden:

a) 67°, 50°, 43°, 31°, 20°,
b) 70°, 67°, 65°, 60°, 45°,
c) 80°, 56°, 31°, 0°, 0°,

Ebenso wie bei *Tradescantia virginica* in den Stengeln (nach Haberlandt), sind auch hier in den perceptorischen Zellen alle seitlichen Plasmahäute (in gleichem Grade?) reizbar.

Wir haben jedoch gesehen, dass ihr unterer Theil, der während der Ruhelage mit Stärkekörnern in Berührung kommt, qualitativ von den oberen Theilen verschieden ist. Ob nun diese oberen Theile gleichmässig sensibel sind, kann vorläufig nicht entschieden werden, obzwar Haberlandt auf Grund der Czapek'schen Angaben über die Grösse des geotropischen Reizes in verschiedenen Lagen der Organe gegen die Lothlinie geneigt ist zu meinen, dass die Empfindlichkeit der Plasmahäute der Längswände in jeder Zelle von unten nach oben zunimmt. Doch könnte hierin auch den morphologisch oberen sensiblen Plasmabelegen eine Rolle zukommen, wenn nämlich durch ungleichmässig auf dieselben vertheilten Druck in denselben Vorgänge zur Auslösung kämen, die eine einseitige Reaction zur Folge haben. Auch wenn sie in gleichem Maasse empfindlich wären wie die Längshäute, so könnten leicht Verhältnisse realisirt werden, unter denen die grösste Reizwirkung

1) Bei anderen Versuchen kehrte constant die Erscheinung zurück, dass horizontal liegende Lamellen zu einer auffallend schwachen Krümmung führten, trotzdem in ihnen Zellen mit sinkenden Stärkekörnern zu sehen waren.

orthotroper Organe nicht in der Horizontallage, sondern ober- resp. unterhalb derselben erzielt würde. Andererseits ist es a priori nicht unmöglich, dass thatsächlich die Empfindlichkeit in der Plasmahaut der perceptorischen Zellen ungleich vertheilt ist; wir konnten selbst nur einen qualitativen Unterschied zwischen denjenigen Partien, an welchen in der Ruhelage die specifisch schwereren Körperchen liegen und den übrigen Theilen der Plasmahaut feststellen.

In zahlreichen Versuchen, wo den Wurzeln die Spitze abgetragen und untersucht wurde, wann die geotropische Empfindlichkeit zurückkehrt, stellte ich fest, dass die Grösse der inducirten Reaction mit der Zahl der perceptorischen Zellen zusammenhängt. Immer reagirten wenig Wurzeln mit spärlichen perceptorischen Zellen, die intensiv reagirenden erwiesen sich immer mit zahlreichen solchen Zellen versehen. Bei der grossen individuellen Variabilität der Wurzeln ist es nichts Ungewöhnliches, wenn die perceptorischen Zellen ungleichmässig an einzelnen Individuen sich regeneriren. So wurden z. B. fünf Keimwurzeln von *Vicia faba* durch einen das Transversalmeristem treffenden Querschnitt der Spitze beraubt und in feuchte Sägespäne horizontal gelegt. Nach 72 Stunden sind vier Wurzeln geotropisch, eine unregelmässig seitlich gekrümmt. Die Ablenkung der Wurzeln von der Horizontalen beträgt 21°, 30°, 32°, 57°. Mikroskopisch untersucht zeigt die erste Wurzel im Callus einige Zellen mit kleinen sinkenden Stärkekörnern. Die zwei weiteren Wurzeln besitzen zwar auch wenige Zellen, dieselben sind jedoch mit normal grossen Stärkekörnern versehen. Hingegen zeigt die vierte Wurzel im Callus zahlreiche Zellen mit normal grossen sinkenden Stärkekörnern. Dass die Grösse der Reaction mit der Grösse der sinkenden Stärkekörner, somit auch mit dem Drucke, den dieselben auf die Plasmahäute ausüben, zusammenhängt, beweist sehr gut der auf p. 142 angeführte Versuch und es wurde schon hervorgehoben, dass sich vielleicht in dieser Weise Czapek's Befund erklären lässt, dass 72 Stunden eingegypsten Wurzeln kein geotropischer Reiz inducirt werden kann. Es lässt sich somit nicht bezweifeln, dass es ein Minimum des Druckes giebt, wo noch eine Perception des Schwerkraftreizes möglich ist. Bei den Versuchen, wo die Massenbeschleunigung vergrössert wird, steigt natürlich auch der Druck, den die specifisch schwereren Körperchen auf die Plasmahaut ausüben, und es steigt auch der Reizeffect in einer von Schwarz, Elfving, besonders aber von Czapek angegebenen Weise.

In jeder perceptorischen Zelle tritt eine selbstständige Reaction nach Aenderung der Lage der specifisch schwereren Körperchen auf. Jede Zelle stellt also einen selbstständigen perceptorischen Apparat vor, der secundär Glied eines complicirten Ganzen ist. Beliebige Theile dieses ganzen Apparates — sofern nur das Wesentliche der Vorrichtung erhalten bleibt — können für sich fungiren.

Bei den Wurzeln haben wir für die inverse Lage (labile Ruhelage) eine symmetrische Vertheilung der perceptorischen Zellen um die Organachse herum postuliren müssen, um zu erklären, warum in dieser Lage keine einseitige Reaction — bei Ausschaltung der spontanen Nutationen — ausgelöst wird. Jedoch schon für Stengelorgane ist es nicht nöthig, eine solche zu postuliren, und auch die Wurzeln führen in den übrigen Lagen regelmässige geotropische Krümmungen aus, wenn durch operative Eingriffe die symmetrische Vertheilung ihrer perceptorischen Zellen[1]) um die Organachse herum aufgehoben wurde. In der stabilen Ruhelage der Wurzeln ist ebenfalls keine symmetrische Lage der perceptorischen Zellen nöthig, da die in dieser Lage von den specifisch schwereren Körperchen bedeckten Plasmabelege auf einen constanten oder regelmässig sich ontogenetisch verändernden Druck nicht reagiren.

Es hat wohl einiges Interesse zu wissen, wie gross thatsächlich der Druck ist, den die Stärkekörner auf die physikalisch unteren Häute ausüben und zwar sowohl für eine einzige Zelle, wie für den ganzen perceptorischen Zellencomplex. Ich habe für meine Berechnungen, die natürlich nur annähernd genau sein können, die Wurzeln (Adventivwurzeln) von *Roripa amphibia* erwählt. Die Stärkekörner haben in den mittleren Columellazellen etwa den Durchmesser von 2 μ, ihr Kubikinhalt beträgt somit etwa 4,2 μ^3. Solcher Körperchen giebt es durchschnittlich in einer Zelle 26, sodass ihr Inhalt zusammen etwa 109,2 μ^3 beträgt. Nimmt man das specifische Gewicht der Stärke = 1,5 und dasjenige des Protoplasmas in den perceptorischen Zellen = 1,1, so resultirt der thatsächliche, auf die Plasmahäute in einer Zelle ausgeübte Druck als 0,000 000 000 043 68 g. In der ganzen Haube giebt es etwa 215 perceptorische Zellen, sodass der Druck aller Stärkekörner, die in

1) Wird den Wurzeln die Spitze knapp hinter der meristematischen Zone abgetragen, so bilden sich nach längerer Zeit an der Wundfläche unregelmässige zäpfchenartige Wurzelanlagen, die trotz ihres unregelmässigen Baues sich normal geotropisch krümmen.

denselben enthalten sind, auf die physikalisch unteren Flächen etwa 0,000000009 43488 g beträgt, also ein Druck, der verschwindend klein ist und dennoch percipirt wird. Schon in den Seitenwurzeln von *Roripa* wird er wenigstens um die Hälfte kleiner sein.

Bekanntlich hat Noll schon in seiner „Heterogenen Induction" hervorgehoben und in seiner letzten Arbeit[1]) mit besonderem Nachdruck betont, dass die reizbaren Theile der Perceptionsorgane sich nach Lage und Begrenzung mit seinen empirisch festgestellten Reizfeldern vollkommen decken müssten. Dem scheint bei orthotropen Organen, besonders bei den positiv geotropischen Wurzeln thatsächlich so zu sein. Doch darf man nicht eine Zelle für sich, sondern den ganzen Complex der perceptorischen Zellen betrachten.

Einige Worte können hier noch den Beziehungen zwischen der Lage der perceptorischen Zellen und der motorischen Zone gewidmet werden. Wenn unsere Anschauung von der Perception des Schwerkraftreizes richtig ist, so müssen diese Beziehungen so realisirt sein, dass a priori unter natürlichen Bedingungen keine Reaction ad infinitum möglich wäre. Denn ein geotropisch gereiztes und einer unbegrenzt lange andauernden Perception und Reaction fähiges Organ kehrt nur dann in die Ruhelage zurück, wenn die specifisch schwereren Körperchen wiederum auf diejenigen Theile der empfindlichen Plasmahaut zu liegen kommen, an denen sie sich in der Ruhelage befanden. In diesem Sinne muss jedoch während der Reaction die Lage der perceptorischen Zellen verändert werden. Da sich nun unter natürlichen Bedingungen die freien Enden der Organe während der Reaction bewegen, so ist es a priori wahrscheinlich, dass in diesen Theilen die perceptorischen Zellen localisirt sind. Thatsächlich befindet sich bei den positiv geotropischen Wurzeln der perceptorische Zellencomplex unter der Krümmungszone, sodass er durch die Reaction wieder in seine Ruhelage gebracht werden kann, umgekehrt ist es z. B. bei Graskeimlingen, wo die perceptorischen Zellen oberhalb der Krümmungszone liegen, und ebenfalls durch die Reactionskrümmung vollständig in die Ruhelage gebracht werden. Wäre umgekehrt der basale Theil frei und die Spitze fixirt, so müsste — wenigstens nach den oben angeführten theoretischen Voraussetzungen — eine Reaction ad infinitum zu Stande kommen. Eine solche hat nun thatsächlich

1) Ueber Geotropismus, p. 503.

Fr. Darwin[1]) für einige Graskeimlinge festgestellt. Die in der Spitze gelegenen Zellen wurden — da die Spitze fixirt war — continuirlich gereizt, d. h. die specifisch schwereren Körperchen lagen continuirlich an einer Seitenwand und da sie durch Lageveränderung des Organs nicht an die morphologisch untere Wand gebracht werden konnten, wurde dadurch eine continuirliche Reizung verursacht, die eine Reaction in der local getrennten motorischen Zone zur Folge hatte.

In den Stengeln liegt meist nur theilweise die perceptorische Zone über der Krümmungszone. Sie verschiebt sich jedoch allmählich meist während der Reaction, sodass sie nach definitiv vollführter Krümmung thatsächlich ganz über die motorische Zone zu liegen kommt. Ausserdem ist es ein ganz kleiner Theil der empfindlichen Zone, der mit der motorischen zusammenfällt, dessen Activität von dem übrigen Theile des perceptorischen Apparates daher überwunden wird. Weiter muss erwähnt werden, dass auch Verhältnisse vorkommen, wo Zellen mit specifisch schwereren Körperchen in nicht reactionsfähigen Theilen vorkommen (Blätter von *Aspidium filix mas*) und wenn von ihnen der Reiz nicht in reactionsfähige Theile geführt wird, so erzielt er keinen Effect. Nach den vorliegenden Untersuchungen pflanzt sich jedoch wahrscheinlich der geotropische, heliotropische, traumatische Reiz in einigen geotropisch reizbaren Organen bloss in einer Richtung fort und zwar basipetal, sodass, wenn sich empfindliche Zellen bei negativ geotropischen Organen unter der Krümmungszone befinden, dieselben auf die Reaction keinen Einfluss haben können.

Bei zahlreichen Gelenkpflanzen fällt jedoch die motorische Zone mit der perceptorischen zusammen. Hier ist jedoch für gewöhnlich die Reactionsfähigkeit von beschränkter Grösse und Dauer, die Reaction wird also kaum so gross, um das Organ (d. h. den freien Endtheil) zu überkrümmen. Hier kommt ausserdem noch die von Kohl[2]) festgestellte basipetale Leitung des geotropischen Reizes in Betracht, denn sie könnte eine eventuelle Ueberkrümmung verhindern oder corrigiren.

---

1) Fr. Darwin, On Geotropism and the Localisation of the Sensitive Region. Ann. of Botany Vol. 13, 1899.

2) Kohl, Die paratonischen Wachsthumskrümmungen der Gelenkpflanzen, Botan. Ztg. 1900.

IX. Die Bedeutung der specifisch leichteren Körperchen.

Bei zahlreichen Pflanzen verhalten sich in den perceptorischen Zellen die Kerne wie specifisch leichtere Körperchen, was für die Zellen der Stärkescheide von *Phaseolus* schon aus Heine's Angaben hervorgeht, obzwar dieser Forscher nicht an eine rein physikalische Erklärung der Lage und der Bewegungen der Kerne für diesen Fall gedacht hatte, da er dieselben als „negativ geotactisch" bezeichnet hat. Doch haben die im IV. Capitel mitgetheilten Beobachtungen gezeigt, dass auch die Kerne passive, rein physikalische Bewegungen ausführen und sich wie specifisch leichtere oder schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit verhalten.

Für die specifisch schwereren Körperchen wurde nachgewiesen, dass sie in Diensten der Perception des Schwerkraftreizes stehen, wie das besonders aus den Versuchen mit eingegypsten Wurzeln hervorgeht. Obzwar nun die Wurzeln von *Vicia faba* (wenigstens bei der zu den Versuchen benutzten Rasse) in den perceptorischen Zellen specifisch schwerere Kerne enthalten, sind diese doch nicht im Stande, für sich allein die Perception des Schwerkraftreizes zu ermöglichen. Weiter konnte in keinem Falle bewiesen werden, dass an den von den Kernen berührten Stellen der Plasmahaut nach Veränderung der Lage der Wurzeln eine Plasmaansammlung entstanden wäre oder eine cytologisch feststellbare Veränderung sich bemerken liesse. Bei *Pisum sativum* verhalten sich die Kerne wie specifisch leichtere Körperchen, und ich habe mit denselben ähnliche Versuche angestellt, wie mit *Vicia*, um die etwaige Bedeutung derselben für die Perception des Schwerkraftreizes kennen zu lernen. Die Wurzeln wurden nämlich eingegypst und nachdem sich die Stärke in den Hauben aufgelöst hat, ihre Perceptionsfähigkeit der Schwerkraft entgegen untersucht. Die Kerne erwiesen sich ohne Bedeutung, ebenso wie die specifisch schwereren Kerne von *Vicia faba*.

Somit könnte man in den Eigenschaften der Kerne in den perceptorischen Zellen eine nebensächliche, bedeutungslose Erscheinung erblicken. Dennoch scheint es mir, dass in der Passivität der Kerne in den perceptorischen Zellen eine physiologische Zweckmässigkeit zu beobachten ist. Die Kerne kommen nämlich, mögen sie sich wie specifisch schwerere oder leichtere Körperchen verhalten, nie auf die physikalisch unteren Wände zu liegen und verhindern daher nie die Stärkekörner den Druck auf die Plasma-

häute ungestört auszuüben. Denn die Stärkekörner bewegen sich viel schneller, als der sinkende Kern, daher sie früher ihre Ruhelage in dem physikalisch unteren Theile der Zelle einnehmen, als dieser. Man findet aus diesem Grunde den Kern immer auf den Stärkekörnern liegen, sehr selten von den oberen Leukoplasten umgeben. Dass die sich wie leichtere Körperchen verhaltenden Kerne nicht den Druck der Stärkekörner durch ihre Lage an der Plasmahaut stören, erhellt natürlich schon aus dem Umstande, dass sie immer in den physikalisch oberen Theil der Zellen steigen.

Es ist a priori nicht unwahrscheinlich, dass sich trotzdem in einigen Fällen die Kerne an der Perception des geotropischen Reizes betheiligen, doch konnte ich in meinen bisherigen Erfahrungen keine Belege dafür ausfinden.

X. Schlussbemerkungen.

Noll ist auf Grund theoretischer Erwägungen zu der Anschauung gekommen, dass die Pflanze im Princip auf dieselbe Weise den Schwerkraftreiz percipirt, wie die mit den Statocysten versehenen Thiere. Wie jedoch bei den Pflanzen dieses sensorische Organ thatsächlich beschaffen ist, darüber konnte er nur eine Hypothese aufstellen. Nun wurde im Vorgehenden eingehend eine bei den höheren Pflanzen weit verbreitete Vorrichtung beschrieben, die dem theoretischen Postulat von Noll im Princip entspricht, allerdings anders beschaffen ist, als seine hypothetische Structur. Die von mir beschriebenen Vorrichtungen hängen mit der Fähigkeit der Pflanzen den Schwerkraftreiz zu percipiren in einem so engen Verhältniss zusammen, dass es keinen Zweifel geben kann, dass sie thatsächlich „Sinnesorgane“ für die Perception des Schwerkraftreizes vorstellen. Fast gleichzeitig mit mir hat Haberlandt dieselbe Idee zu begründen versucht und es bleibt nun den weiteren Arbeiten vorbehalten die Verbreitung und die Modificationen dieser Vorrichtungen näher zu untersuchen. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass es Modificationen dieser Vorrichtung geben wird, besonders bei einzelligen Organismen und Organen. Was die Entdeckung und Untersuchung der perceptorischen Organe bei den höheren Pflanzen erleichtert, ist die grosse Beweglichkeit der specifisch schwereren und leichteren Körperchen in den Zellen je nach der Richtung der Schwerkraftwirkung zur Organachse. Doch

ist eine solche Beweglichkeit nicht absolut für diese Vorrichtungen nöthig und es lässt sich eine Vorrichtung für die Perception des Schwerkraftreizes denken, bei welcher die specifisch schwereren Körperchen gar nicht beweglich sind, sondern in einer festen Substanz eingebettet sind. Auch so können Druckunterschiede unter bestimmten Umständen in der Substanz entstehen und der Druck sich bis zu dem sensiblen Protoplasma fortpflanzen, wo dann die Reizkette ausgelöst werden kann.

Einzellige, geotropisch empfindliche Organe mehrzelliger Pflanzen zeigen oft in dem wachsenden Endtheile ein dickes, dichtes Plasma, in welchem es verschiedene feste oder wenigstens eine grössere Consistenz zeigende Körperchen giebt; und obzwar die Lage dieser Körperchen nicht direct durch die Schwerkraftrichtung bestimmt oder verändert wird, so könnten sie dennoch in Diensten der geotropischen Perception stehen, da sich in dem dichten Plasma, besonders wenn es, wie das ja allgemein angenommen wird, festere Structuren besitzt, ein einseitiger Druck in bestimmter Richtung verbreiten könnte, bis er die äussere Plasmahaut erreicht. Vielleicht ist dieses ganze dichte Plasma hier sensibel und percipirt den Druck direct, oder es sind diese apoplasmatischen Körperchen, wie das gewöhnlich der Fall ist, von einem besonderen Häutchen umgeben, das den Druck zu percipiren im Stande ist und es wird in dem relativ wenig beweglichen Plasma schon ein polarisirter Reiz geleitet.

Die höheren Pflanzen, bei denen meist der Geotropismus bisher untersucht wurde, percipiren nicht nur einen continuirlich einseitig wirkenden Schwerkraftreiz, sondern auch kurze, intermittirende Reize, deren jeder einzelne kürzer sein kann, als die Präsentationszeit eines continuirlich einseitig wirkenden Reizes (ja es genügt zuweilen ein Bruchtheil der Secunde). Es ist bisher nicht exact nachgewiesen, welches Minimum ein einzelner Reiz andauern muss, um durch Summation mehrerer solcher intermittirender Reize eine Reaction zu erzielen.

Nun wird die Schwerkraft, wie wir gesehen haben, als Druck specifisch schwerer (vielleicht auch leichterer) Körperchen auf ein sensibles Protoplasma percipirt. Bei intermittirender Reizung handelt es sich um die Perception intermittirenden Druckes auf dieses Plasma. Ein intermittirender Druck kann jedoch auch dann zu Stande gebracht werden, wenn das Organ in genug starke Schwingung gebracht wird, welche auch die specifisch schwereren

(oder leichteren) Körperchen in eine Schwingung bringt, die eine regelmässig aufeinander folgende Interruption des Druckes, den dieselben auf das sensible Plasma ausüben, zur Folge hat, oder wenigstens einen regelmässigen Wechsel in der Grösse des Druckes bewirkt.

In solche Schwingungen könnte die Pflanze durch Schwingungen desjenigen Mediums versetzt werden, in welchem sie wächst, also z. B. durch Luft-, Wasser-, Bodenschwingungen. Sie könnte also dieselben Schwingungen percipiren, welche die Thiere mit Hilfe ihrer Otocysten wahrnehmen, natürlich auch gröbere mechanische Erschütterungen. Mir scheint es sehr wahrscheinlich zu sein, dass die thierischen Organe, welche als Statocysten oder Otocysten gedeutet werden, beiderlei Functionen ausführen können und es ist nicht ausgeschlossen, dass auch bei den Pflanzen Schwingungen des Mediums eine Reaction hervorbringen können, dieselbe mag auch äusserlich nicht sichtbar sein. Sie könnte sich z. B. nur in plasmatischen Umlagerungen äussern. Da es für die Pflanze wahrscheinlich mit keinem biologischen Vortheile verbunden ist, Schwingungen des Mediums zu percipiren, so dürfen wir keine grosse Reactionsfähigkeit in dieser Richtung erwarten, obzwar dieselbe als nöthige Begleiterscheinung der normal für die Perception des Schwerkraftreizes bestimmten Vorrichtungen der Pflanze innewohnen könnte. Leider hat es mir bisher an Hilfsmitteln gefehlt, in dieser Beziehung exacte Untersuchungen anzustellen.

Prag, 15. October 1900.

Ueber die Diels'sche Lehre von der Entchlorung der Halophyten.

Von

W. Benecke.

In jüngster Zeit hat Diels[1]) versucht, die succulente Beschaffenheit der Halophyten auf eine eigenartige Weise zu erklären; er bringt sie in Zusammenhang mit einem Zersetzungsprocesse des Chlornatriums, der seiner Ansicht nach in diesen Pflanzen dauernd vor sich gehen und in einer Entfernung des Chlors aus denselben gipfeln soll. Diese „Entchlorung" soll den Halophyten das Gedeihen auf solchen Böden gestatten, auf denen andere Pflanzen wegen des Ueberschusses an Salz den Kampf ums Dasein erfolglos kämpfen.

Mit diesem Erklärungsversuch stellt sich Diels in Gegensatz zu den Forschern, die sich bisher besonders verdient gemacht haben um die Förderung unserer Kenntnisse von der Biologie der Salzpflanzen; denn trotz vieler Meinungsverschiedenheiten sind Schimper[2]), Stahl[3]), Warming[4]), Rosenberg[5]), doch in dem Punkte einig, dass sie die eigenartige Organisation halophiler Gewächse mit den besonderen durch den Salzreichthum des Bodens geschaffenen Transpirationsbedingungen verknüpfen und durch diese zu erklären bestrebt sind.

Will man sich mit der Halophytenbiologie befassen, so wird man zunächst zu der Anschauung von Diels Stellung nehmen

---

1) L. Diels, Stoffwechsel und Structur der Halophyten. Jahrb. f. wiss. Botan., 1898, Bd. XXXII.

2) A. F. W. Schimper, Die indomalayische Strandflora. Jena 1891. Pflanzengeographie auf physiol. Grundlage. Jena 1898.

3) E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeitung, 1891.

4) E. Warming, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1896.

5) O. Rosenberg, Ueber die Transpiration der Halophyten. Oefv. af. kongl. Vet. Ak. Förh. 1897.

müssen. Dies zu thun bezwecken wir mit der vorliegenden Veröffentlichung; andere Fragen, welche die Biologie der Salzpflanzen stellt, sollen nur ganz kurz gestreift werden.

Es wird zunächst eine Wiedergabe des Diels'schen Gedankenganges und eine Besprechung seiner Versuche und Folgerungen aus denselben gegeben werden; dann folgt ein experimenteller Theil, der über eigene, zur Prüfung der Entchlorungstheorie durchgeführte Versuche berichtet.

I.

Diels wählte als Versuchspflanzen *Cakile maritima* und *Salicornia herbacea*; die Exemplare der ersteren Art stammten aus Norderney, die der anderen zum Theil ebendaher, zum Theil aus Artern i. Th. Dass auch andere Halophyten sich in ihrem Verhalten diesen beiden anschliessen, hält Diels für wahrscheinlich, aber nicht für sicher. Die Versuchsanordnung war eine sehr einfache: Unser Autor entnahm seine Versuchsobjecte unter möglichster Schonung des Wurzelwerkes ihrem natürlichen Substrate, kultivirte sie einige Tage lang in destillirtem Wasser und verglich dann den Chlorgehalt derselben mit dem solcher Pflanzen, die in ihrem natürlichen Substrate verblieben waren; es zeigte sich, dass der Chlorgehalt, ausgedrückt in Procenten des Frischgewichtes der Pflanze, während des Versuches abgenommen hatte; Diels folgert daraus ein partielles Schwinden des Chlors. Diese Entchlorung ging bei *Cakile* schneller vor sich, als bei *Salicornia* und konnte dadurch verlangsamt werden, dass die Pflanzen während der Versuchsdauer in schwach chlorhaltiges, statt in destillirtes Wasser gestellt wurden.

Wir kommen nachher noch ausführlicher auf die Versuche zu sprechen und folgen zunächst dem Gedankengange der Diels-schen Arbeit bis ans Ende:

Die Annahme, dass dieser Chlorabgang gar kein biologischer Vorgang gewesen sei, dass vielmehr die Wurzeln, durch den plötzlichen Wechsel des Mediums geschädigt, die entsprechende Menge Chlornatrium in das Kulturwasser hätten diffundiren lassen, war natürlich sehr nahe liegend; diese Annahme weist Diels jedoch zurück, da in diesem Wasser nach Beendigung des Versuchs nicht

die erforderliche Menge Chlor nachzuweisen war[1]). Ein Ausschwitzen von Chlornatrium, wie es Volkens z. B. bei *Cressa cretica* beobachtet hatte, ist ferner bekanntlich bei den in Rede stehenden Pflanzen niemals beobachtet worden, und kann deshalb auch nicht zur Erklärung der Chlorabnahme herangezogen werden. Um nun eine solche zu construiren, zieht unser Autor die Thatsache herbei, dass er in seinen Pflanzen, sowie in anderen Halophyten, eine reichliche Production von Aepfelsäure und Malaten nachweisen konnte und stellt die Vermuthung auf, dass die Aepfelsäure das Chlor aus einem Theile des Chlornatriums unter Bildung der entsprechenden Menge Natriummalates frei mache. In welcher Form und durch welche Ausgangspforte das Chlor sich dann verflüchtige, das konnte freilich nicht ermittelt werden; es wird darum angenommen, dasselbe gelange in einer äusserst flüchtigen, darum analytisch sehr schwer definirbaren Form irgendwie nach aussen; in der zusammenfassenden Schlussbetrachtung wird dann noch, im Gegensatze hierzu, die Meinung ausgesprochen, es gelange dasselbe doch wohl als Salzsäure durch die Thätigkeit der Wurzeln ins Kulturwasser, um sich dann spurlos zu verflüchtigen.

Die Aepfelsäure, die den ganzen Process einleiten soll, wird angesprochen als ein Product unvollständiger Athmung; diese Unvollständigkeit der physiologischen Verbrennung wird ihrerseits zurückgeführt auf die durch die Succulenz der Halophyten bedingte Erschwerung des Sauerstoffzutrittes ins Innere der Pflanze; in dieser Erschwerung des Sauerstoffzutrittes und nicht, wie Schimper will, in der Erschwerung der Wasserdampfabgabe, sei somit die biologische Erklärung der Halophytensucculenz zu suchen und zu finden. Denn der ganze eben skizzirte Chemismus soll nicht bloss im Experiment, sondern auch in der freien Natur dauernd von statten gehen und der Gefahr eines Ueberschusses an Chlornatrium im Zellsaft erfolgreich entgegenarbeiten. Weitere Untersuchungen hätten nun, event. durch genaueres Studium der Wurzelausscheidungen, noch die Form aufzuklären, in welcher das Chlor sich verflüchtige.

Man wird kaum umhin können, diese ganze Theorie als nicht sehr eingehend begründet und zumal das räthselhafte Schwinden

1) Die Sätze, in denen der Verf. den Nachweis führen will, dass sich im Kulturwasser thatsächlich nicht die ganze fehlende Chlormenge wiederfinde, lauten allerdings nicht eben überzeugend; er sucht nämlich den Chlorgehalt des Kulturwassers aus einem ccm desselben zu ermitteln, ohne in Rechnung zu ziehen, aus wieviel ccm das Kulturwasser bestand. Vielleicht liegt ein lapsus calami vor.

des Chlors als einen etwas mystischen Vorgang zu bezeichnen; das merkwürdigste an der Theorie scheint mir jedoch die Thatsache zu sein, dass, falls sie zu Recht bestünde, den Pflanzen offenbar nicht viel mit ihr geholfen wäre; das Endergebniss bestand, wie wir sahen, darin, dass ein lösliches Salz, Chlornatrium, durch ein anderes ebenfalls lösliches, Natriummalat, zum Theil ersetzt wird; der Hauptzweck, der anzustreben ist, Verminderung einer übermässigen Concentration des Zellsaftes, würde somit gar nicht erreicht! Diels giebt zwar an, dass das gebildete Natriummalat dauernd diosmotisch aus den Zellen entfernt und dadurch die Fortdauer der Umsetzung gewährleistet werde; an welche Orte aber das Malat gelange, an die nicht ebensogut auch das Chlorid gelangen könnte, das hören wir nicht.

Somit könnte man schon aus theoretischen Erwägungen veranlasst sein, die Entchlorungstheorie als todtgeboren zu bezeichnen; um aber dem Verf. nicht Unrecht zu thun, heben wir ausdrücklich hervor, dass er nicht auf diese seine Theorie, die er selbst bloss als Nothbehelf betrachtet, vielmehr auf die Ergebnisse seiner Versuche den Hauptnachdruck legt.

Der etwas eingehenderen Betrachtung dieser Versuche haben wir uns nunmehr zuzuwenden und beginnen mit dem Versuch mit *Cakile*: Ein am natürlichen Standort gewachsenes Exemplar enthielt in den Blättern 1,2 % Chlornatrium; wurde ein in unmittelbarer Nachbarschaft gewachsenes, mit ersterem darum direct vergleichbares Exemplar ausgegraben und fünf Tage lang in destillirtem Wasser gehalten, so enthielt es nachher in den Blättern nur mehr 0,39 %. Es wurden zu den beiden Versuchen jeweils 5 g Blätter von den Pflanzen abgetrennt und auf Chlor untersucht[1]).

Der Verf. arbeitet, wie ersichtlich, mit Procentzahlen; aus einer Senkung des Procentgehaltes wird auf eine thatsächliche Abnahme des Chlors geschlossen; die Möglichkeit, dass diese Senkung andere Ursachen habe, nämlich einfach darauf beruhe, dass während des Versuches ein anderer Stoff in den Blättern zugenommen habe, wird gar nicht discutirt[2]); und doch zeigt eine kurze Ueberlegung,

1) Es ist nicht recht ersichtlich, warum nicht ein und dieselbe Pflanze zu dem Versuche herangezogen wurde.

2) Es begeht also der Verf. dasselbe Versehen, das nach Wehmer's kritischen Ausführungen in seiner Studie über die herbstliche Entleerung der Laubblätter von verschiedenen Forschern bei der Verwerthung von Aschenanalysen gemacht worden ist (cf. Landw. Jahrb. 1892).

dass dies Moment sehr wohl in Frage zu ziehen ist, um so mehr, als Diels immer mit Procenten der Frischsubstanz operirt; es genügt also die einfache und bei der Versuchsanstellung durchaus begründete Annahme, dass bei Constanz des Chlorgehaltes der Wassergehalt der Blätter sich während der Kultur vermehrt habe, um, eine procentuale Verminderung des Chlorgehaltes als nothwendige Folge der Anreicherung an Wasser zu bezeichnen. — Inwieweit nun eine etwaige Zunahme an Wasser für die Beurtheilung des Versuchsergebnisses in Frage kommt, liesse sich a priori nur dann sicher sagen, wenn der Verf. seine Pflanze zu Beginn und zu Ende des Versuches im frischen Zustand gewogen, oder wenigstens die Bedingungen der Transpiration während des Versuches angegeben hätte; da wir hiervon nichts finden, können wir aus den von Diels angegebenen Zahlen nur soviel berechnen, dass die eben aufgedeckte Fehlerquelle nicht allein für das Ergebniss einer proc. Chlorabnahme verantwortlich gemacht werden kann; wir müssten denn annehmen, die Pflanzen hätten während des kurzen Versuches ihr Gewicht durch Wasseraufnahme etwa verdreifacht, was natürlich undenkbar ist. Ob wirklich eine Chlorabnahme vorliegt, oder ob andere Momente in Betracht kommen, etwa eine Auswanderung der Chloride aus den Blättern in den Stengel, war somit nur durch Nachuntersuchung festzustellen.

Mehr Vertrauen erwecken die Versuche mit *Salicornia*, schon wegen der grösseren Zahl und besonders wegen der anderen Ausführung; wenn ich nämlich den Autor recht verstehe, hat er hier zu den Analysen nicht gleich schwere Theile von den Pflanzen abgetrennt, vielmehr die ganzen Pflanzen zu Beginn des Versuches auf dasselbe Gewicht gebracht, dann eine Anzahl Pflanzen sofort, eine andere Anzahl nach der gewünschten Versuchsdauer in toto analysirt und so den gesammten Chlorgehalt der Pflanze ermittelt; die absoluten Zahlen, welche die Analyse ergaben, finden wir allerdings auch hier nicht angeführt, vielmehr immer nur Procentzahlen; diese dürften wohl unter der stillschweigenden Voraussetzung berechnet worden sein, dass die Pflanzen ihr Anfangsfrischgewicht während der Versuchsdauer beibehalten hatten. Ist dem thatsächlich so, dann wäre allerdings mit Recht aus der Abnahme des proc. Chlorgehaltes auf eine absolute Verminderung desselben zu schliessen, die ihre Erklärung forderte.

Um ein genaueres Bild der ausführlichsten Versuchsreihe, die der Autor mit Salicornien ausführte, zu geben, reproducire

ich hier noch seine Tabelle, die über diesen Versuch berichtet. Die zwei ersten Reihen der Tabelle sind direct aus der Diels'schen Arbeit übernommen; Reihe 3 und 4 habe ich aus den Diels'schen Procentzahlen selbst berechnet und hinzugefügt, um hervortreten zu lassen, wie klein die absoluten Differenzen sind, um die es sich gehandelt hat. Der anfängliche Chlorgehalt, 5,17 %, war berechnet als Mittel aus drei Analysen, die sehr gut stimmten.

1. Datum der Analyse	2. % NaCl	3. Gramm NaCl in der ganzen Pflanze	4. Differenz
15. 9. 1897	5,17	0,332 g	
			0,055 g
17. „ „	4,31	0,277 „	
			0,017 „
19. „ „	4,05	0,260 „	
			0,023 „
21. „ „	3,69	0,237 „	
			0,008 „
23. „ „	3,57	0,229 „	
			0,012 „
25. „ „	3,38	0,217 „	
			0,006 „
27. „ „	3,29	0,211 „	

Anfangsfrischgewicht jeder Pflanze: 6,42 g.

Ein ebenfalls 6,42 g wiegendes Exemplar war während des Versuches im natürlichen Boden belassen worden, und zeigte, am 27. 9. untersucht, keine Aenderung seines Chlorgehaltes (5,15 %); da aber auch bei diesem Versuche jegliche Angabe über die Wasserbilanz während der Kulturdauer vollkommen fehlt, ist natürlich die Angabe des Autors, diese Constanz des Chlorgehaltes liesse sich nur dadurch erklären, dass das aufgenommene Chlornatrium zersetzt und das Metalloid entfernt worden sei, vollkommen willkürlich. In Wirklichkeit wird wohl die Transpiration so minimal gewesen sein, dass sich in der kurzen Zeit keine erheblichen Salzmengen in der Pflanze sammelten.

Es zeigt sich somit, dass ein einigermassen sicheres Urtheil über den Werth der Versuchsergebnisse sich nicht gewinnen lässt. Die ganzen Versuchsbedingungen sind eben viel zu kurz beschrieben; dasselbe gilt übrigens auch von der Beschreibung der analytischen Methoden, die zur Anwendung kamen; wir erfahren in dieser Hinsicht bloss, dass die betr. Pflanzentheile oder Pflanzen verascht und der Chlorgehalt der Asche titrimetrisch mittels $^1/_{10}$ normaler Silberlösung ermittelt wurde und dass der Verf. in der Burette den Stand der Lösung bis auf $^1/_{100}$ ccm genau abgelesen habe.

Bei dieser Sachlage entschloss ich mich, um einen sicheren Boden für die weitere Erforschung der interessanten halophilen

Pflanzengemeinschaft zu schaffen, nicht bei der billigen Kritik stehen zu bleiben, sondern die experimentelle Nachprüfung vorzunehmen; freilich verhehlte ich mir nicht, dass, im Falle sich wirklich ein Schwinden des Chlors zeigen sollte, dieser unter recht unnatürlichen Bedingungen erzielte Erfolg nur mit äusserster Vorsicht biologisch zu verwerthen sei. Dies Bedenken wurde durch den negativen Ausfall sämmtlicher Versuche hinfällig.

II.

Wie Diels beschränkte ich mich auf die Untersuchung von *Cakile* und *Salicornia*. Die Pflanzen wurden möglichst genau nach Angabe von Diels behandelt, also die Wurzeln sorgfältig und schonend gereinigt und die Pflanzen dann in Kelchgläsern in destillirtes Wasser gestellt. Während des Versuches erhielten sie ihren Platz auf dem Fensterbrett eines Institutszimmers, wo sie gut beleuchtet, aber nicht direct besonnt waren. Versuchszeit war der September und die erste Octoberhälfte des laufenden Jahres; die Jahreszeit war somit dieselbe, in der Diels vor drei Jahren experimentirt hat.

Die Versuche wurden im einzelnen möglichst variirt; besonders häufig verfuhr ich ähnlich wie Diels in dem oben näher geschilderten Versuch mit *Salicornia*, d. h. derart, dass alle zu einer Versuchsserie gehörigen Pflanzen vor dem Versuch auf gleiches Gewicht gebracht und auch habituell möglichst ähnlich gestaltet wurden; die nachher für jede Pflanze ermittelten Chlorwerthe brauchten dann nicht weiter umgerechnet zu werden, sondern ergaben ohne weiteres, ob der Chlorgehalt constant geblieben war oder nicht.

Beinahe immer wurde das Frischgewicht der Pflanzen zu Beginn und nach Beendigung des Versuches bestimmt, um ein Urtheil über die Wasserbilanz zu gestatten.

Alles Nähere ergeben die Tabellen sowie die diesen angehängten kurzen Erläuterungen.

Analytische Methoden: Die Pflanzen, bezw. Pflanzentheile wurden bei 105 Grad getrocknet, das Trockengewicht ermittelt und dann die gesammte Trockensubstanz oder ein Theil derselben nach gutem Verreiben und Mischen verascht. Wegen des starken Gehaltes an Alkalisalzen wurde die Veraschung so vorgenommen[1]),

1) Nach Hoppe-Seyler, Handbuch der phys. chem. Analyse, 5. Aufl., p. 117.

dass die Substanz zunächst bei mässiger Hitze verkohlt und dann die Asche mit siedendem Wasser extrahirt wurde; hierauf wurde filtrirt, Filter nebst Kohle in den Tiegel zurückgegeben und getrocknet, dann durch stärkeres Glühen weiss gebrannt, das Filtrat wieder in den Tiegel gegossen, eingedampft, getrocknet, nochmals schwach geglüht und schliesslich der Tiegelinhalt als Gesammtasche gewogen. Diese wurde hierauf in verdünnter Salpetersäure gelöst, die Lösung mit Calciumcarbonat neutralisirt, filtrirt und in einem abgemessenen Theil des Filtrates das Chlor durch Titriren mit $^1/_{10}$ normaler Silbernitratlösung und Anwendung von chromsaurem Kalium als Indicator ermittelt. Das Chlor wurde in den Tabellen als solches angegeben und nicht, wie Diels es thut, in Chlornatrium umgerechnet[1]).

Eine zur ersten Orientirung vorgenommene Parallelanalyse zweier Portionen ein und derselben Trockensubstanz einer *Salicornia* ergab, dass die Methode mit Rücksicht auf die aus den weiter unten folgenden Tabellen zu entnehmenden individuellen Differenzen mehr als hinlänglich genau ist, und dass es zwecklos wäre, die titrimetrische Chlorbestimmung durch die immerhin genauere wägungsanalytische zu ersetzen.

T.[2])	A.	Cl
2,222	0,6248	0,2584
1,679	0,4720	0,1951

A. = 28,10 / 28,11 % des T.

Cl = 11,63 / 11,62 % des T. = 41,36 / 41,33 % der A.

Eine Analyse einer dritten Portion derselben Substanz zeigte, dass es unzulässig wäre, die Veraschung in weniger zeitraubender Weise ohne die angegebene Extraction vorzunehmen; suchte ich durch forcirtes Glühen die Gesammtasche direct zu erhalten, so

1) Die Menge des ins Kulturwasser diffundirten Chlors findet sich in den Tabellen ebenfalls angegeben. Dieselbe ist in der Angabe des Cl-Gehaltes der betr. Pflanzen bereits mitgerechnet. Bei dieser Gelegenheit erwähne ich, dass Lakmus niemals eine saure, sondern, nach Einengung des Kulturwassers, eine ganz schwach alkalische Reaction desselben nach Beendigung des Versuchs anzeigt; offenbar diffundirt Carbonat spurenweise in dasselbe.

2) In allen Tabellen bedeutet: F. = Frischgewicht, T. = Trockengewicht, A. = Asche, Cl = Chlor. Soweit die Zahlen nicht ausdrücklich als Procentzahlen gekennzeichnet sind, bedeuten sie absolute Werthe in Grammen.

erhielt ich bloss 25,9 % der Trockensubstanz. Ein besonderer Zusatz von kohlensaurem Natron zu der zu verbrennenden Substanz ist unnöthig, wie ebenfalls ein besonderer Versuch ergab, und ausserdem schon aus der Zusammensetzung der Halophytenasche geschlossen werden kann.

Bei einigen Analysen, und zwar denjenigen, bei welchen man das Gewicht der Asche in der Tabelle nicht angegeben findet, wurde in etwas summarischerer Weise so verfahren, dass die Kohle ausgiebig mit siedendem Wasser extrahirt, dann aber nicht weiter berücksichtigt wurde. Es wurde also die event. in der Kohle zurückgehaltene, jedenfalls geringe Chlormenge vernachlässigt, und nur die im Extracte befindliche in Rechnung gesetzt.

Wir kommen nun zum experimentellen Theil, in dem wir die Versuche in Form von Tabellen veranschaulichen und diesen jeweils eine kurze Erläuterung zufügen. Nachher folgt eine kurze Zusammenfassung aller Versuchsergebnisse.

1. Versuche mit *Cakile maritima* L.

Die Pflanzen waren an verschiedenen Stellen der Kieler Föhrde gesammelt worden; trotz der vorgerückten Jahreszeit konnten Exemplare, die noch nicht blühten, vielmehr noch im kräftigen Wachsthum begriffen waren, gefunden werden. Vergleichsweise wurden auch einige blühende Pflanzen untersucht.

Versuch I.

			F.	T.	Cl
24. IX.	1	alte Sprossstücke	5	0,57	0,0146
	1[1]		„	0,52	0,013
	2	alte Blätter	„	0,27	0,0109
	2[1]		„	0,29	0,0095
	3	Sprossspitzen	„	0,46	0,0045
	3[1]		„	0,46	0,0065
28. IX.	4	= 1	„	0,49	0,0127
	4[1]		„	0,55	0,013
	5	= 2	„	0,28	0,0109
	5[1]		„	0,27	0,0102
	6	= 3	„	0,42	0,007
	6[1]		„	0,43	0,007

Es handelte sich um ein grosses, kurz vor der Blüthe stehendes Exemplar, das in Kultur genommen wurde, um zu untersuchen, wie gross die Differenz im Chlorgehalt verschiedener Theile derselben Pflanzen sei, und um zu ermitteln, ob der Chlorgehalt im Diels'schen Sinne sich vermindere; es wurden zu diesem Zwecke sofort nach dem Einsammeln und wieder nach vier Tagen je 5 g (und zwar immer in zwei Parallelanalysen) Sprossstücke (1 und 4), ältere Blätter (2 und 5) und Sprossspitzen mit jugendlichen Blättern und Blüthenknospen (3 und 6) untersucht, von einer Entchlorung aber nichts beobachtet, wohl aber eine Verschiebung des Chlorgehaltes; zur Beurtheilung der Diels'schen Befunde ist der Versuch insofern von Bedeutung, als er zeigt, dass das Chlor in der Pflanze sehr ungleich vertheilt ist; der vermeintliche Chlorschwund könnte einfach darauf beruhen, dass unser Autor verschieden alte Blätter mit einander verglich.

Versuch II.

	F.	T.	A.	Cl
6. X.: 1	2	0,142	0,0270	0,00309
11. X.: 2	2	0,121	0,0260	0,00318

Der Versuch ist dem ersten wesentlich gleich; am 6. 10. wurden 2 g Blätter, am 11. 10. ebenfalls 2 g derselben Pflanze analysirt; die Tabelle zeigt eine geringe Abnahme der Trockensubstanz; Asche und Chlorgehalt waren aber derselbe geblieben.

Versuch III.

	F.	T.	A.	Cl
1	26,75	2,194	0,422	0,0546
2	26,75	1,998	0,389	0,0564
3	32,4	2,052	0,376	0,0566
4	32,5	2,073	0,404	0,0548

(im Kulturwasser von 3 und 4 je 2 mg. Cl).

Waren im Versuch I und II Theile einer Pflanze zu Beginn und zum Schluss des Versuches abgetrennt und analysirt worden, so handelt es sich in diesem Versuch um vier Pflanzen, die mit

grosser Sorgfalt ausgewählt und alle auf das Gewicht von 26,75 g gebracht worden waren; 1 und 2 wurden dann sofort analysirt, 3 und 4 nach 7 Tagen; es zeigte sich, dass die beiden letzteren Pflanzen während des Versuches nicht unerheblich an Gewicht zugenommen hatten; Trockensubstanz und Asche sind aber ziemlich gleich geblieben und zumal von einer Chlorabnahme ist nicht die Rede. Wollte man nach Diels' Vorgang den Chlorgehalt hier in Procenten des Frischgewichtes ausdrücken, so erhielte man für 1 und 2 den Werth: 0,208 %, für 3 und 4 nur: 0,165 %; man sieht somit den Fall realisirt, dass trotz Constantbleiben des Chlorgehaltes procentuale Abnahme desselben vorliegt.

Versuch IV.

	F.	T.	Cl
1	395	39	1,201
2	420	35,5	1,237

Bei diesem letzten Versuche mit *Cakile* wurde etwas ins Grosse gearbeitet, um mit grösseren Zahlenwerthen rechnen zu können, und etwaige Differenzen deutlicher hervortreten zu lassen. Zwei sehr grosse in voller Blüthe gesammelte Exemplare wurden auf das Gewicht von 395 g gebracht, das eine wieder sofort, das andere nach viertägiger Kultur analysirt. Das Resultat war auch hier wieder ein negatives.

Die Asche dieser Pflanzen wurde auch auf ihre Alkalescenz geprüft, in der Ueberlegung, dass ein Ersatz des Chlorides durch Malat sich in einer Erhöhung der Aschenalkalescenz müsste erkennen lassen; thatsächlich war dieselbe jedoch bei beiden Pflanzen nahezu identisch: denn der fünfte Theil der wässerigen Aschelösung, mit 10 ccm $^1/_{10}$ normaler Salpetersäure übersättigt, erforderte 8,7, bezw. 8,74 ccm $^1/_{10}$ normaler Natronlauge zur Neutralisation.

Uebrigens hatte auch hier wieder das Frischgewicht während des Versuches erheblich zugenommen.

2. Versuche mit *Salicornia herbacea* Scop.

Das von mir am Strande der Kieler Bucht gesammelte Material bestand aus Pflanzen von zweierlei Habitus; auch Diels hat an seinem Nordseematerial diese beiden Modificationen

beobachtet; es waren einmal rein grüne Pflanzen, die etwas entfernt vom Wasser auf trocknerem Boden, meist in alten Seegrasanschwemmungen vegetirten; ferner röthliche Pflanzen, die näher am Wasser, z. Th. auch im Wasser und bei hohem Stande desselben vollkommen submers wuchsen. Dass zwischen beiden Uebergänge nicht fehlen, versteht sich von selbst. Versuch I und II wurde mit grünlichen, III mit röthlichen Pflanzen durchgeführt.

Da die von mir untersuchten Pflanzen chlorärmer waren, als die von Diels benutzten, konnten meine Differenzen gegenüber den Befunden dieses Forschers auf verschiedenartiges Versuchsmaterial sich zurückführen lassen. Um diese Möglichkeit auszuschliessen, wandte ich mich an Herrn Salinensecretär Kappel in Artern, der auch an Diels Material geschickt hatte, mit der Bitte, auch mir Pflanzen von dort zukommen zu lassen; genannter Herr kam meiner Bitte mit grösster Freundlichkeit nach, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche. Ich erhielt Pflanzen aus der Nähe des dortigen Soolgrabens und zwar ziemlich kleine, intensiv rothe Exemplare; sie entsprachen den von Diels als sehr salzreich bezeichneten, denn ihr Chlorgehalt war eher etwas grösser als der von Diels verzeichnete. Das Ergebniss der Analyse dieser Arterner Pflanzen ist im Versuch IV verzeichnet.

Sämmtliche Pflanzen standen noch vor der Blüthe.

Versuch I.

	F.	T.	A.	Cl
7. IX.: 1:	27,2	3,331	0,9392	0,3842
12. IX.: 2:	25,5	2,855	0,9072	0,3865

(im Kulturwasser von 2: 0,0035 g Cl).

Dieser Versuch vergleicht zwei habituell sehr ähnliche Pflanzen, die zu Beginn des Versuches auf je 27,2 g gebracht worden waren. Das zweite verlor während der fünftägigen Kulturdauer beinahe 2 g. Eine solche, auf ungenügender Deckung des Transpirationsverlustes beruhende Gewichtsabnahme beobachtete ich im Gegensatz zu *Cakile* bei allen Salicornien, die ich in Versuch nahm; dieselbe beruht darauf, dass die Wurzeln geschädigt werden, vielleicht auch noch auf anderen Anomalien, die die unnatürlichen Versuchsbedingungen mit sich bringen; denn Pflanzen, die im natürlichen

Substrate gehalten wurden, zeigten keine derartige Abnahme des Gewichtes und auch keine besonders starke Transpiration. Dass der fragliche Gewichtsverlust wirklich auf Wasserabnahme beruht, ergab ausser der Analyse auch die Erfahrung, dass Pflanzen, die in destillirtem Wasser unter einer Glocke gehalten wurden, eine langsame Gewichtszunahme zeigten.

Was den Versuch weiter anlangt, so zeigte sich Constanz des Chlorgehaltes, d. h. keine Entchlorung; wollte man den Chlorgehalt in Procenten des Frischgewichtes ausdrücken, so würde sogar eine Erhöhung desselben herauskommen.

Versuch II.

		F.	T.	A.	Cl
anal. am 21. IX.	1:	26,3	3,08	0,839	0,3567
	2:	35,9	3,992	1,234	0,5751
	3:	37,2	3,854	1,178	0,4950

d. h.: T. = 11,7, 11,2, 10,4 } 11,1 % des F.
Cl = 1,35, 1,6, 1,6 } 1,52 % des F.
Cl = 11,6, 14,4, 13,0 } 13,3 % des T.

d. h.: Cl = 42,6, 46,6, 42,0 } 43,7 % der A.
A. = 27,2, 30,7, 30,5 } 29,5 % des T.

		F. am 21. IX.	F. am 27. IX.	T.	A.	Cl
anal. am 27. IX.	4:	58	43,5	6,72 davon verascht: 3,901	1,0963	0,454

d. h.: T. = 14,4 % des F.
Cl = 1,68 „ „ F.
Cl = 11,6 „ „ T.
Cl = 41,4 „ „ A.
A. = 28,11 „ „ T.

(Fortsetzung von Versuch II.)

		F. am 21. IX.	F. am 5. X.	T.	A.	Cl
anal. am 5. X.	5:	38,6	19,1	4,22	1,2356	0,4883
	6:	23,1	24,5	2,7	0,6970	0,2826

d. h.: 5: T. = 22,1 % des F.
A. = 29,28 „ „ T.
Cl = 2,56 „ „ F.
Cl = 11,57 „ „ T.
Cl = 39,52 „ „ A.

d. h.: 6: T. = 11 % des F.
A. = 25,76 „ „ T.
Cl = 1,15 „ „ F.
Cl = 10,47 „ „ T.
Cl = 40,55 „ „ A.

Die Versuchspflanzen waren sechs kräftige Exemplare. Da dieselben nicht auf gleiches Gewicht gebracht werden konnten, so wurde der Chlorgehalt in Procenten berechnet und tabellarisch verzeichnet, ausserdem aber auch die absoluten Zahlen angegeben.

Drei der Pflanzen wurden sofort analysirt (1 bis 3); dieselben zeigen, dass die individuellen Differenzen nicht ganz unbeträchtlich sind; von den drei anderen wurde Nr. 4 nach sechs Tagen analysirt, Nr. 5 erst nach 14 Tagen; beide hatten während dieser Tage ohne besonderen Transpirationsschutz im Zimmer gestanden und hatten erheblich an Gewicht abgenommen. Nr. 6 war nach acht Tagen, während deren es ebenfalls an Gewicht abgenommen hatte, unter eine Glasglocke gestellt worden und hatte infolgedessen langsam an Gewicht zugenommen; es wurde gleichzeitig mit Nr. 5 verarbeitet.

Vergleicht man den in Procenten der Asche ausgedrückten Chlorgehalt, so findet man eine geringe Abnahme in den kultivirten Pflanzen; soweit diese nicht auf individuelle Schwankungen zurückzuführen ist, hat sie darin ihren Grund, dass das ins Kulturwasser diffundirte Chlornatrium in diesem Versuch nicht bestimmt wurde, da ersteres häufig gewechselt wurde; dass diese geringe Abnahme keinesfalls als Entchlorung im Sinne von Diels gedeutet werden kann, ergiebt schon ein Vergleich der in Procenten des Frischgewichtes ausgedrückten Chlorwerthe. Pflanze 4 und 5 zeigen eine starke Steigerung, 6 eine Verminderung des proc. Chlorgehaltes.

Versuch III.

		F. am 16. IX.	F. am 24. IX	T.	von T. verascht	A.	Cl
anal. am 24. IX.	1:	44,6	33,3	3,73	3,677	1,4816	0,7141
	2:	31,6	22,7	2,84	1,9357	0,7470	0,3535

1:	2:
T. = 11,2 % der F.	T. = 12,5 % der F.
A. = 40,35 „ „ T.	A. = 38,6 „ „ T.
Cl = 48,2 „ „ A.	Cl = 48 „ „ A.

Auf diesen Versuch weise ich nur nebenher hin; derselbe war zu Beginn meiner Untersuchungen angestellt worden, als ich noch eine Entchlorung für allenfalls denkbar hielt und den Einfluss verschiedener Kulturbedingungen auf dieselbe studiren wollte. Das erste Exemplar stand in destillirtem Wasser acht Tage am Licht, das andere ebenso im Dunkelschrank; eine nennenswerthe Differenz ergab sich nicht.

Versuch IV.

	F. am 3. X.	F. am Tag der Analyse	T.	A.	Cl
1	8,2	3. X.: 8,2	1,527	0,547	0,2712
2	8,2	3. X : 8,2	1,552	0,5286	0,2694
3	8,2	5. X.: 7,4	1,525	0,5173	0,2710
4	8,2	7. X.: 6,25	1,556	0,5296	0,2668
5	8,2	9. X.: 6,5	1,525	0,5439	0,2704

In Kulturwasser von 3, 4, 5 fanden sich: 4,7, 4,3, 4,9 mg Cl.

Dies ist der Versuch mit den Arterner Pflanzen; die Tabelle spricht für sich allein.

Ein letzter Versuch wurde dann schliesslich noch derart durchgeführt, dass von ein und derselben Pflanze sofort nach dem Einsammeln und dann nach fünftägiger Kultur nochmals gleiche Gewichtstheile junger Sprosse abgetrennt und analysirt wurden; auch hier ergab sich keine Chlorabnahme, vielmehr eine schwache Chlorzunahme während des Versuchs, ähnlich wie in den Sprossspitzen von *Cakile* (Versuch I).

Das Hauptergebniss ist somit: eine Entchlorung, wie Diels sie für die Halophyten in Anspruch nimmt, existirt thatsächlich nicht.

Suchen wir nun nochmals an Hand unserer Versuchsergebnisse unsere Differenzen gegenüber den Befunden von Diels aufzuklären, so fällt dies für *Cakile* nicht schwer. Hier hat unser Autor offenbar in erster Linie darin sich geirrt, dass er die ungleiche Vertheilung des Chlors in der Pflanze übersah und deshalb wahrscheinlich Theile mit einander verglich, die von vorneherein verschiedenen Chlorgehalt führten, darum nicht vergleichbar waren. In zweiter Linie mag er dann durch die Wasseranreicherung während des Versuches irregeleitet worden sein; immerhin dürfte, soweit sich beurtheilen lässt, diese Fehlerquelle nur in geringem Maasse gewirkt haben; denn in unseren Versuchen sind es nicht sowohl die Blätter, als vielmehr die basalen Theile, hauptsächlich die Wurzeln, die im Versuche wasserreicher werden, wie das eigentlich selbstverständlich ist.

Schwieriger fällt es mir, die Diels'schen Versuche mit *Salicornia* zu erklären; ich beschränke mich, darauf hinzuweisen, dass die Menge des ins Kulturwasser diffundirten Chlors doch offenbar von Diels unterschätzt worden ist, was deshalb nicht ausser Betracht fällt, weil eben die absoluten Mengen und Differenzen keineswegs so grosse sind, als man aus den Diels'schen Procentangaben schliessen könnte (cf. die in der Einleitung reproducirte Tabelle)[1]. Vollständig ist aber seine Entchlorung damit kaum erklärt.

Welche andere Momente noch in Betracht kommen, das entzieht sich bei der oben schon beklagten allzu fragmentarischen Darstellung jeder Beurtheilung.

Nebenher sei noch darauf hingewiesen, dass sich aus meinen Tabellen (zumal der Versuche mit *Cakile*) eine während des Versuchs erfolgende Verschiebung des auf das Trockengewicht bezogenen Chlorgehaltes nach den jüngeren Theilen der Pflanzen erkennen lässt; diese Verschiebung beruht vielleicht darauf, dass in den Versuchsbedingungen die Transpiration zwar fortdauerte, das Wachsthum aber mehr oder minder sistirt wurde; vielleicht hängt sie aber auch irgendwie mit der plötzlichen Aussüssung des Wurzelsystems und

---

1) Ich fand, dass eine Artener Pflanze (8,2 g) schon in 2 Tagen fast 8 mg NaCl ins Wasser abgeben kann (cf. *Salicornia*, Versuch 4).

dadurch gesteigerten Transpiration zusammen. Genauere Erwägungen der Transpirationsbedingungen und des Transpirationsmechanismus der Halophyten können diese Thatsache vielleicht verwerthen und erklären; wir begnügen uns mit diesem kurzen Hinweise.

III.

Wir können somit Diels in seiner Lehre von der Biologie der Halophyten nicht folgen und sehen uns gezwungen, seiner Theorie der Entchlorung die Existenzberechtigung abzusprechen. Um so mehr wissen wir uns jedoch mit diesem Forscher in der Anschauung einig, dass die Kenntnisse von den Lebensbedingungen der Salzpflanzen noch beträchtliche Vertiefung und Erweiterung erfordern, ehe sie als einigermassen hinlängliche bezeichnet werden dürfen. Nur glauben wir, dass es nach wie vor das intensive Studium der Transpiration mit all ihren Begleiterscheinungen sein wird, die der Wissenschaft auf diesem Gebiete zunächst weiter helfen wird. In dieser Hinsicht zum Schluss noch ein Wort über einige, allerdings durchaus fragmentarische Erfahrungen, die ich sammeln konnte:

Rosenberg hat bekanntlich den Nachweis geführt, dass der von Stahl in seinen Laboratoriumsexperimenten vermisste Schluss der Spaltöffnungen in der freien Natur thatsächlich erfolgt, sobald die Pflanzen der Gefahr des Welkens ausgesetzt werden; diese Befunde von Rosenberg kann ich für einige Halophyten, z. B. *Atriplex hastata*, *Aster Tripolium*, *Plantago maritima* etc. bestätigen, lasse aber vorläufig dahingestellt, ob unter gewissen Bedingungen, z. B. intensiver Besonnung, die Stahl'schen Resultate auch für die freie Natur gelten, wie einige Versuche mit *Cakile maritima* mir möglich erscheinen lassen.

Wie dem auch sei, die Resultate von Stahl einerseits, Rosenberg andererseits sind in ihrer Gegenüberstellung deshalb so ungemein lehrreich, weil sie darauf hindeuten, dass der Spaltöffnungsmechanismus und die hauptsächlich von diesem abhängige Transspirationsgrösse keine specifischen Merkmale sind, sondern offenbar wandelbar durch die äusseren Bedingungen.

Wie es scheint, beruht der Ausfall der Stahl'schen Versuche darauf, dass seine Pflanzen eine etwas geringere Salzzufuhr genossen, als Exemplare natürlicher, salzreicher Standorte; es wird somit sicher ein anziehendes Thema sein, zu untersuchen, ob in dem

Verhalten der Pflanzen bei grösserer oder geringerer Salzzufuhr eine interessante Selbststeuerung vorliegt, so zwar, dass an salzreichen Orten die Halophyten aus den bekannten von Schimper entwickelten Gründen die Verschlussfähigkeit ihrer Spaltöffnungen sich gewahrt haben, an weniger salzreichen aber aufgeben und einer allzustarken Transpiration nur durch ihre dann allerdings auch verminderte Succulenz entgegenarbeiten.

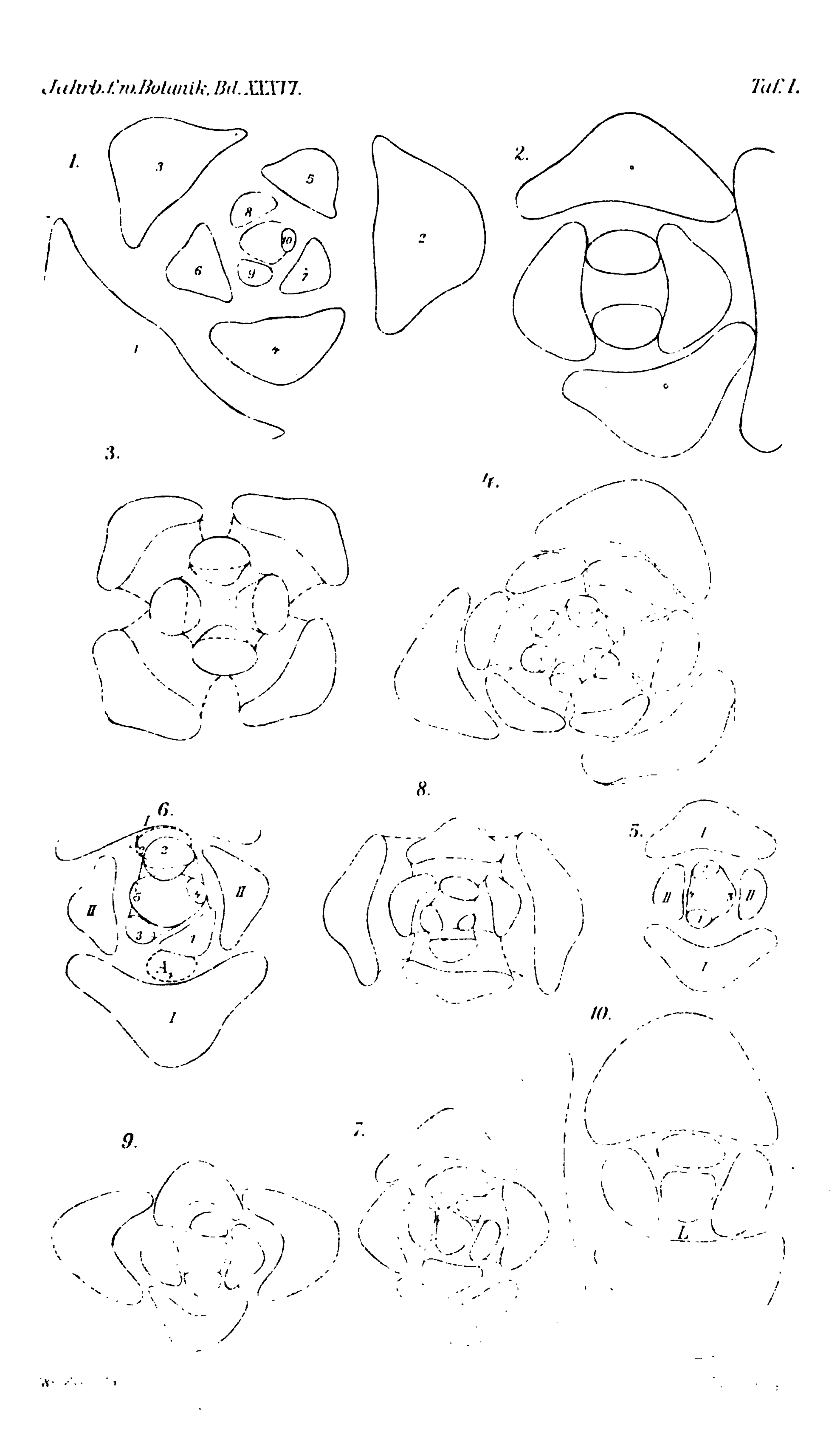
Solche oder ähnliche Fragen, die sich hier bieten, können nur durch einwandfreie, auf der Wägungsmethode basirte Transpirationsversuche mit halophilen Pflanzen, die unter verschiedenen Bedingungen erzogen und experimentell untersucht werden, ihrer Lösung genähert werden.

Kiel, Botanisches Institut, im November 1900.

Inhalt

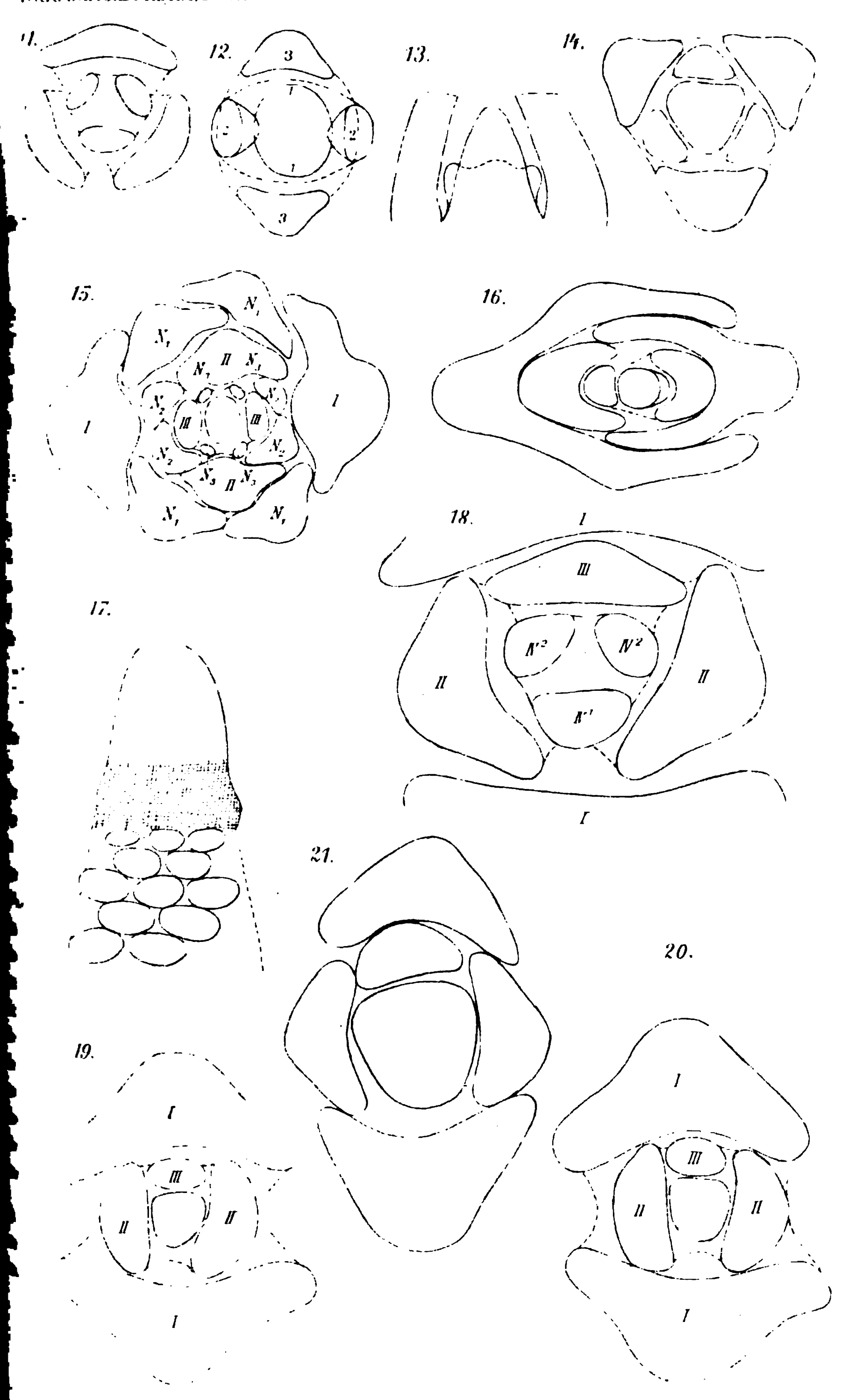
des vorliegenden 1. Heftes, Band XXXVI.

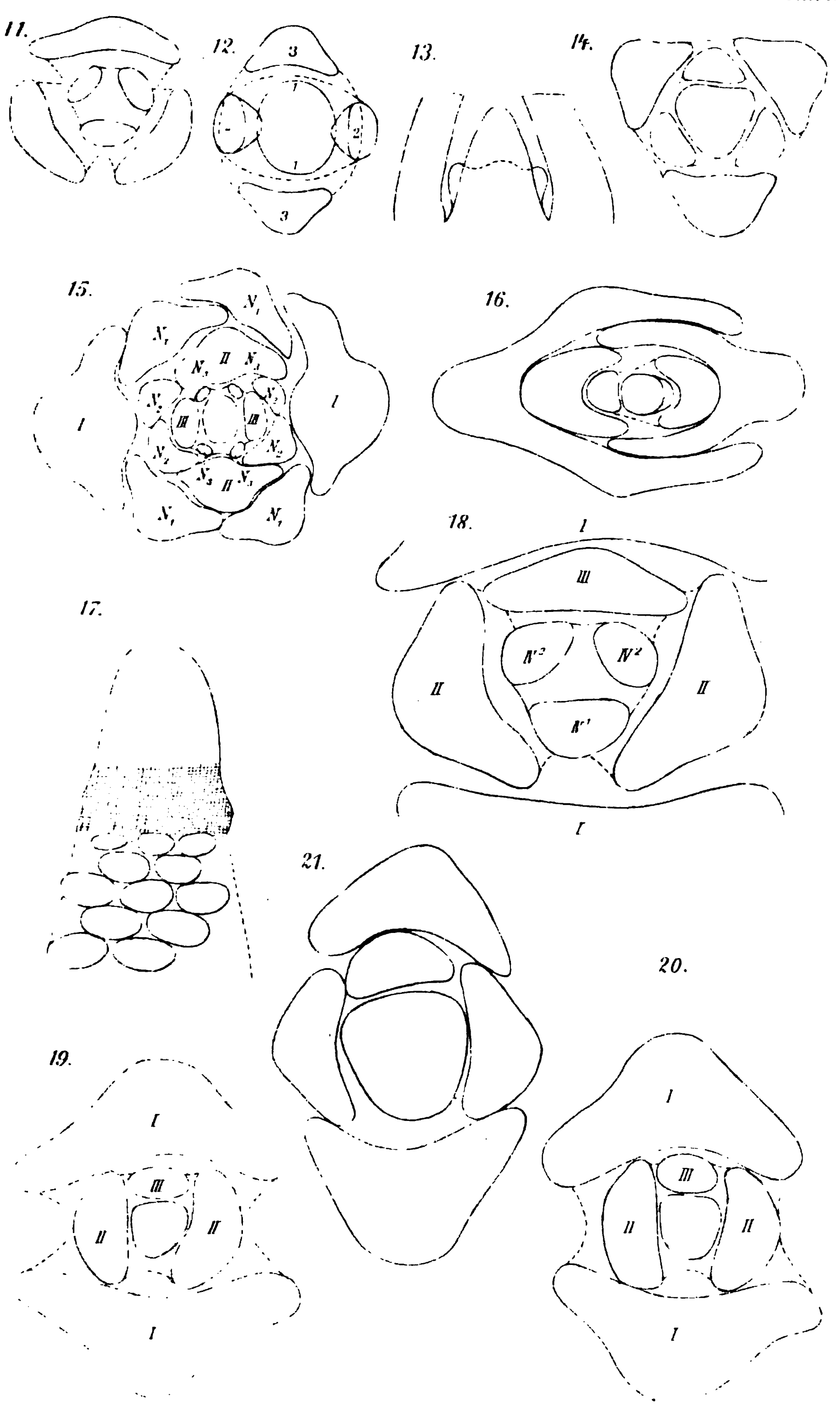
Seite

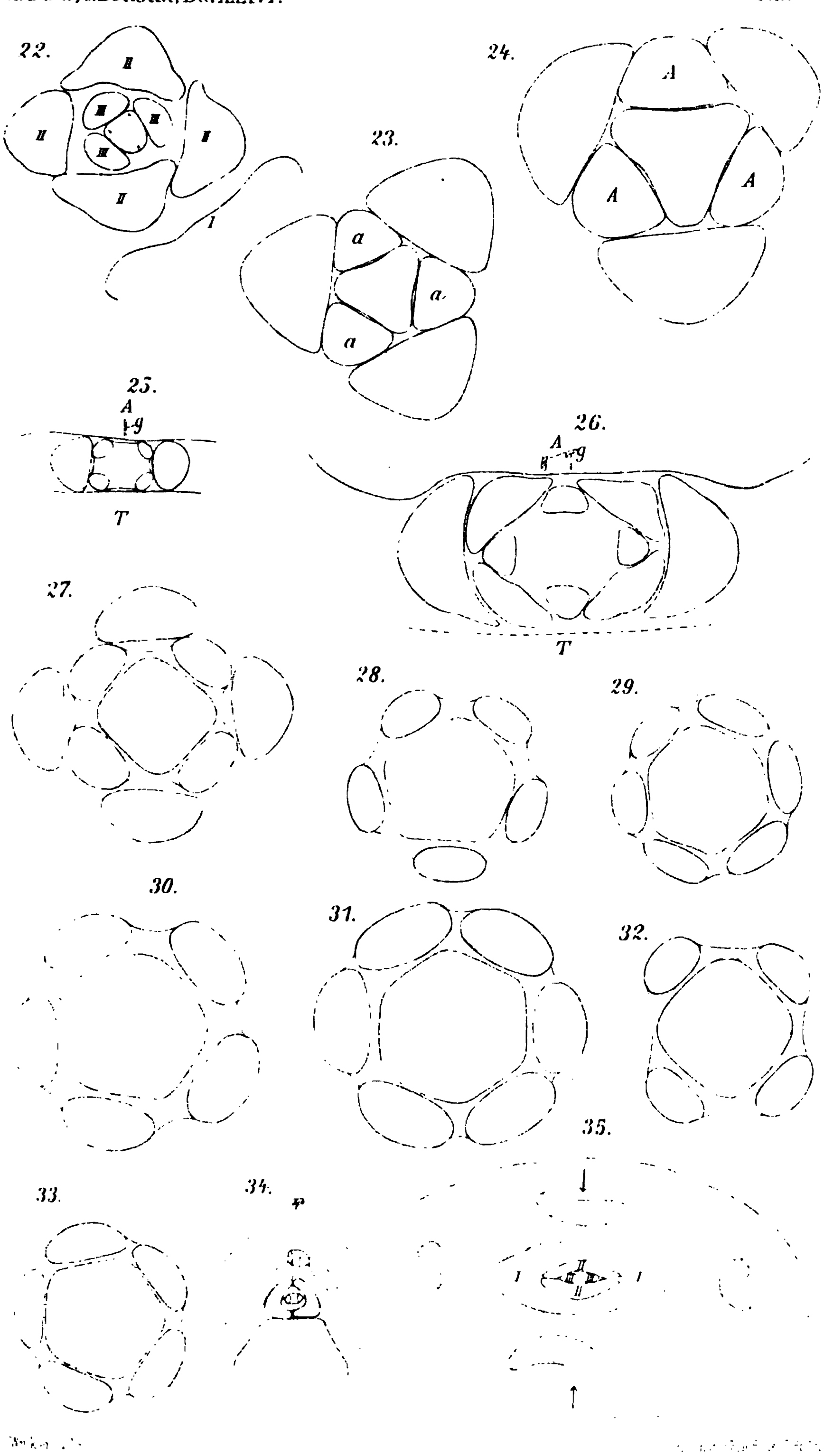

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.

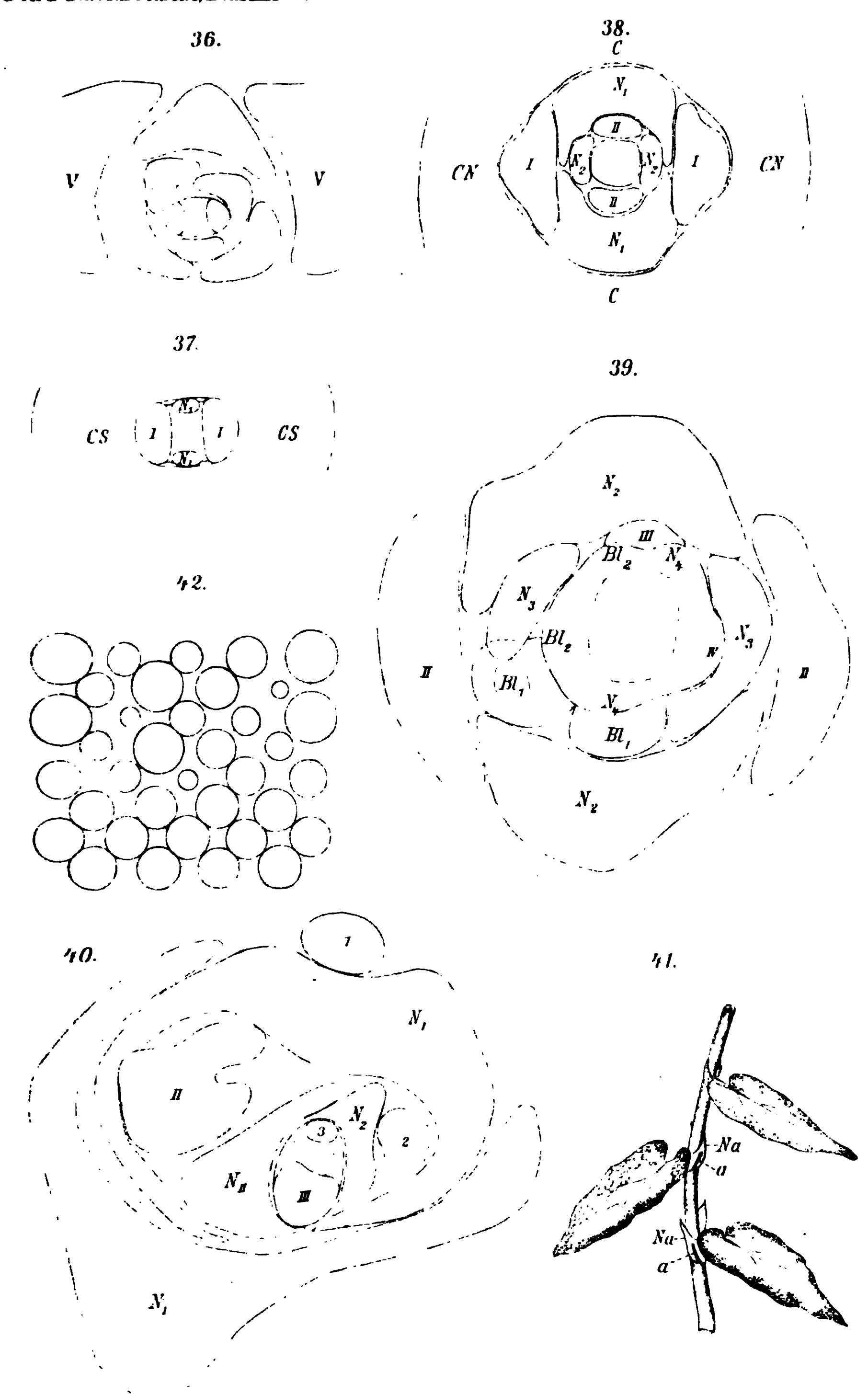
Verhalt·
eine int·
reichen
entwicke
sich gew
einer allz
verminde
Solc
durch ein
versuche
dingunge
Lösung g

Kiel


11.
12.
3
1
2
2
1
3
13.
14.
15.
N_1
N_1
N_1
II
N_1
N_2
I
I
III
III
N_2
N_2
N_3
II
N_3
N_1
N_1
16.
17.
18.
I
III
N^2
N^2
II
II
N^1
I
19.
I
III
II
II
I
21.
20.
I
III
II
II
I


11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
I
II
III


22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
a
A
T


36.
V
V
38.
C
N₁
II
CN
I
N₂
N₂
I
CN
II
N₁
C
37.
CS
I
I
CS
39.
N₂
III
Bl₂
N₄
N₃
Bl₂
N₃
II
Bl₁
N₄
Bl₁
II
N₂
42.
40.
1
N₁
II
N₂
3
2
N_II
III
N₁
41.
Na
a
Na
a

The Botanical Gazette

Edited by John M. Coulter, Professor and Head of the Department of Botany in the University of Chicago, and Charles R. Barnes, Professor of Plant Physiology of the University of Chicago. Published monthly, with illustrations. Subscription price, Four Dollars a year in the United States; foreign, Four and one half Dollars.

The Botanical Gazette is an illustrated monthly journal devoted to botany in its widest sense. For more than twenty years it has been the representative American journal of botany, containing contributions from the leading botanists of America and Europe. In addition to the formal papers presenting the results of research, current information and discussion are given in the editorials, and in the departments of Current Literature, Open Letters, Notes for Students, and Notes and News.

REPRESENTATIVE COMMENT

P. T. Galloway, U. S. Dept. of Agriculture

"One of the best journals of its kind now published." *B. T. Galloway.*

Prof. W. N. Kellerman, Ohio State University

"It is simply indispensable to the botanist, teacher or student." *A. W. Kellerman.*

Prof. George L. Goodale, Harvard University

"It is a credit to American botany. In its present form it has increased claims upon the support of botanists." *George L. Goodale.*

Douglas H. Campbell, Leland Stanford Univers.

"It well represents the progress of botanical science in the United States." *Douglas H. Campbell.*

For sample copies address
The University of Chicago Press
Chicago, Ill., U. S. A.

Foreign agents: Gebrüder Borntraeger, publishers, Berlin SW 46.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin und Leipzig

Symbolae Antillanae

seu

Fundamenta Florae Indiae Occidentalis

edidit

Ignatius Urban

Bis jetzt liegen vor:

VOLUMEN I fasciculus III (damit ist vol. I abgeschlossen)
VOLUMEN II fasciculus I und II.

Inhalt von Volumen I und II:

Inhalt von Volumen II fasc. I:

Das Werk erscheint in zwanglosen Lieferungen von 8—12 Druckbogen. Circa 30 Druckbogen bilden einen Band. — Der Subscriptionspreis des Druckbogens beträgt 90 Pfg.; nach Ausgabe eines Bandes wird der Preis für denselben erhöht.

Preis für Volumen I: 34 Mk.
Preis für Vol. II fasc. I: 9 Mk.
— — — — II: 9 Mk. 90 Pf.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Sechsunddreissigster Band. Zweites Heft

Mit 2 Tafeln und 5 Textfiguren

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1901

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 46, Schönebergerstrasse 17a.**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Inhalt des vorhergehenden Heftes 1, Band XXXVI.

Der Einfluss der Aussenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht.

Von

Eugen Josing.

Einleitung.

Wie alle Lebensfunctionen, so ist auch die Protoplasmaströmung abhängig von den Aussenbedingungen und also mit diesen veränderlich.

So weiss man, dass die Temperatur, der Wassergehalt, der Sauerstoff und verschiedene Chemikalien von Einfluss auf die Protoplasmaströmung sind.

Ebenso ergaben die Untersuchungen Velten's[1]), und in neuerer Zeit diejenigen von Keller[2]) und Hauptfleisch[3]), dass vielfach die Protoplasmaströmung erst durch einen vorausgehenden Wundreiz so schnell wird, dass sie direct als solche unter dem Mikroskop erscheint.

Weniger bekannt ist aber ein Einfluss des Lichtes auf die Protoplasmaströmung, wenn man von der schädigenden Wirkung intensiveren Lichtes absieht[4]). Nach den bisherigen Angaben hat Verdunkelung nur wenig Einfluss auf die Protoplasmaströmung und ist Licht daher für dieselbe nicht nöthig, da Strömung auch im Dunkeln fortdauert.

Dem entsprechen meine Erfahrungen in der Hauptsache; doch will ich darthun, dass bei Beleuchtungswechsel unter veränderten Aussenbedingungen die Protoplasmaströmung anders gegen Licht als gegen Dunkelheit reagirt.

---

1) Dr. W. Velten, Botanische Zeitung 1872: Ueber die Verbreitung der Protoplasmaströmung im Pflanzenreiche, p. 652.

2) Ida A. Keller, Zürich 1890: Ueber Protoplasmaströmung im Pflanzenreich, p. 17.

3) Paul Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1892, Bd. XXIV, p. 191.

4) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl., Bd. II, p. 387.

Eine Veränderung der Aussenbedingungen führte ich erstens dadurch herbei, dass ich schwache Aether- oder Chloroformlösungen auf Objecte mit gut strömendem Protoplasma einwirken liess und zweitens, indem ich der umgebenden Luft durch entsprechende Agentien die Kohlensäure entzog.

Unter solchen Aussenbedingungen gelang es mir, im Dunkeln einen Stillstand und im Licht ein Wiedererwecken der Protoplasmaströmung zu erzielen.

Da sich meine diesbezüglichen Versuche nur auf ohne weiteres sichtbare oder erst durch Verletzung erzielte, bezw. deutlich gewordene Strömungen beziehen, so ist es nicht ausgeschlossen, dass sehr langsame Bewegungen trotz der auf solche Weise veränderten Aussenbedingungen fortdauern.

Specieller Theil.

I. Einfluss der Lichtentziehung auf die Protoplasmaströmung bei normalen Objecten.

Um nachzuweisen, in welchem Maasse durch Verdunkelung die normale Protoplasmaströmung beeinflusst wird, machte ich Messungen mit dem Ocularmikrometer und zwar, indem ich zunächst die Geschwindigkeit der Bewegung des Protoplasmas bei dem betreffenden Objecte im Licht und dann nach 24stündigem Verdunkeln feststellte.

Diese Beobachtungen wurden an Zellen aus Blättern von *Elodea canadensis*, Längsschnitten aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis*, jungen Sprossspitzen von *Chara fragilis*, Staubfädenhaaren von *Tradescantia virginica*, Stengelhaaren von *Heracleum pubescens* und Längsschnitten aus dem Blattstiel von *Alisma plantago* gemacht. Die Geschwindigkeit der Bewegung wurde festgestellt nach der Zeit, in welcher eine bestimmte Strecke an einer Seitenwand einer Zelle von einem ins Auge gefassten Chlorophyllkorn oder Körnchen durchlaufen wurde. Dies geschah bei meinen Versuchen:

bei *Elodea*	im Licht	nach	14	Sec.,	im Dunkeln	nach	15	Sec.
„ *Vallisneria*	„	„	10	„	„	„	10,5	„
„ *Chara*	„	„	7,5	„	„	„	7,5	„

bei *Tradescantia* im Licht nach 15 Sec., im Dunkeln nach 16 Sec.
„ *Heracleum* „ „ „ 15 „ „ „ „ 16 „
„ *Alisma* „ „ „ 14 „ „ „ „ 15 „

Hieraus ist ersichtlich, dass durch andauernde Lichtentziehung bei normalen sonstigen Verhältnissen, wenn überhaupt eine Veränderung der Protoplasmaströmung stattfindet, dieselbe nur in geringem Maasse verlangsamt wird.

II. Aethereinfluss auf die Lichtreaction.

Die Beeinflussung anderer Lebenserscheinungen durch die Einwirkung von Aether und des mit ihm in der Wirkung verwandten Chloroform ist schon seit einiger Zeit bekannt.

Pfeffer[1]) erwähnt darüber in seiner Pflanzenphysiologie, dass durch die Dämpfe von Aether und Chloroform die Reizbarkeit von *Mimosa pudica* und der Staubfäden von *Berberis* sistirt wird, und dass sich die anderen durch Stoss reizbaren Pflanzen ähnlich zu verhalten scheinen, da ein gleicher Erfolg mit *Dionaea muscipula*, den Narben von *Bignonia* und *Catalpa*, sowie den Staubgefässen von Cynareen erzielt wurde.

Pfeffer sagt an derselben Stelle, dass die täglichen Bewegungen von *Mimosa pudica* fortdauern, während die Reizbarkeit durch Aether oder Chloroform sistirt ist, und dass überhaupt nyktitropische und autonome Bewegungen erst merklich afficirt zu werden scheinen, wenn durch verstärkte Wirkung jener Körper eine das Leben benachtheiligende Beeinflussung beginnt.

Weiteres in dieser Beziehung geht aus einem Vortrage Pfeffer's[2]) über die Reizbarkeit der Pflanzen hervor.

Er betont darin, dass die specifischen Eigenschaften und somit auch die Reactionsfähigkeit eines Organismus den jeweils gebotenen Dispositionen entsprechen, d. h. dem Complex der Eigenschaften, welche aus Aufbau und Fähigkeit der grösseren und kleineren Bausteine, sowie aus der Verkettung und dem Zusammenwirken der Theile resultiren. Diese Dispositionen und mit ihnen die Reactionsfähigkeiten können sich bekanntlich mit der Entwickelung der Organe, sowie auch mit dem (auslösenden oder nicht aus-

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl., Bd. II, p. 278.

2) Verhandlungen deutscher Naturforscher und Aerzte, 1893. Allgemeiner Theil, p. 87 u. ff. (Separatabdruck p. 22).

lösenden) Eingriff äusserer Factoren mehr oder weniger verändern und demgemäss vermögen auch im speciellen äussere oder innere auslösende Wirkungen die Reizstimmung, d. h. das Verhalten gegen auslösende Anstösse zu modificiren. So modificirt z. B. Chloroform die Reizstimmung, und der Mangel des Chloroformdampfes ist demgemäss eine Bedingung für die entsprechenden Reizungen.

Ueber die Einwirkung von Chloroform und Aether auf die Pflanzen machte u. a. auch Fredr. Elfving[1]) Untersuchungen. Gleich zu Anfang dieser Arbeit weist er darauf hin, dass Aether und Chloroform auf einige Functionen der Pflanzen eine Wirkung ausüben, welche der Anästhesie, die sie in dem thierischen Organismus hervorrufen, ähnlich erscheint.

Seine Versuche bezogen sich besonders auf die Athmung und das Wachsthum der Pflanzen, sowie auf die Irritabilität der Schwärmsporen. Elfving hebt hervor, dass einerseits das Charakteristische für die Einwirkung des Aethers auf die Reizbarbeit der Schwärmsporen darin besteht, dass ein schwacher Reiz, der sonst ohne Wirkung ist, bei Aether eine deutliche Reaction hervorruft, und dass andererseits eine typische Reaction hierbei noch bei einem Reize eintritt, der die sonst möglichen Grenzen überschreitet. Seiner Untersuchung zufolge wird durch Aether in diesem Falle sowohl die Empfindlichkeit für schwache Reize, als auch das Vermögen, stärkere zu ertragen, gesteigert.

Die Beeinflussung anderer Lebenserscheinungen durch Aether und Chloroform ist also bekannt. Bei meinen Untersuchungen handelt es sich um die Protoplasmaströmung.

Als interessant möchte ich hierbei erwähnen, dass es Keller[2]) und Hauptfleisch[3]) gelang, ruhendes Protoplasma durch die Einwirkung schwacher Chloroformlösungen ohne Wundreiz zum Strömen zu bringen.

Beachtenswerth ist es jedenfalls, dass man durch schwache Aetherlösungen denselben Erfolg erzielen kann. Legte ich nämlich Sprosse von *Elodea canadensis* in $^1/_2$—1 % Lösungen von Aether, so trat nach einigen Stunden in einigen Zellen Strömung auf. Dieselbe wurde aber ganz allgemein, wenn die Sprosse alsdann

1) Fredr. Elfving, „Ueber die Einwirkung von Aether und Chloroform auf die Pflanzen." Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. 1885/6. XXVIII. Helsingfors 1886, p. 36 und 50/1.

2) Ida A. Keller, l. c., p. 21.

3) Paul Hauptfleisch, l. c., p. 220.

aus dem Aetherwasser in das Wasser, in dem sie kultivirt waren, gebracht wurden.

Durch weitere Versuche gelang es mir festzustellen, in wiefern Aether von Einfluss auf die Lichtreaction ist.

Während, wie schon erwähnt, ohne gleichzeitige Einwirkung von Aether Dunkelheit keinen wesentlichen Einfluss auf die Protoplasmaströmung ausübt, kommt an ätherisirten Objecten im Dunkeln die Protoplasmaströmung zum Stillstand; die Bewegung kehrt jedoch bei darauf folgender Beleuchtung wieder zurück. Die Lichtentziehung wirkt somit bei den durch die gleichzeitige Gegenwart von Aether veränderten Aussenbedingungen anders als für sich allein.

Die Methodik meiner Versuche war einfach; sie bestand in Messungen der Geschwindigkeit der Strömung, welche mit dem Ocularmikrometer ausgeführt wurden. Es waren aber verschiedene Vorkehrungen erforderlich, um die zur Einwirkung gebrachte Aethermenge während der Versuche, welche sich zuweilen auf mehrere Tage erstreckten, gleich zu erhalten. Dies erreichte ich auf folgende Weise. Zunächst wurden Glaskammern hergestellt, indem ein cylindrischer Glasring von 0,5 cm Höhe und 1,5 cm Breite vermittelst festen Paraffins auf einen Objectträger festgekittet wurde. Diese Kammer wurde dann immer zur Hälfte mit der betreffenden Concentration des Aetherwassers oder der betreffenden anderen Lösung gefüllt und mit einem runden, gut schliessenden Deckglase von genau demselben Umfange wie der Glasring bedeckt. Um einen dichten Abschluss zu erreichen, wurde das Deckglas mit einem Gemisch aus Fett mit wenig Wachs auf dem Ringe festgeklebt. Das Präparat selbst wurde in einem Hängetropfen der betreffenden Flüssigkeit an das Deckglas gebracht. Diese Glaskammer wurde unter eine Glasglocke gestellt, unter welcher sich ein Schälchen mit etwa 100 ccm derselben Concentration des Aetherwassers, bezw. der anderen zur Einwirkung gebrachten Lösung befand. Ueber dieses Schälchen wurde die Glaskammer gelegt. Die Glasglocke selbst hatte im Durchschnitt einen Inhalt von einem Liter und war am unteren Rande geschliffen und wiederum mit dem Gemisch aus Wachs mit wenig Fett auf einer ebenfalls geschliffenen Glasplatte dicht aufgesetzt. Auf diese Weise wurde es erreicht, dass die Luft und also auch das Wasser um die betreffenden Objecte herum stets dieselbe Menge Aetherdampf enthielt. Damit die in Wasser zum Vergleich längere Zeit stehenden Objecte

genau denselben Bedingungen unterworfen sein sollten, wurden sie in ebensolche Glasglocken ohne Aether gebracht.

Zum Zwecke des Aetherisirens stellte ich verschiedene Concentrationen von Aetherwasser dar; nämlich mit 1/8, 1/4, 3/4, 1/2, 1, 2, 4 und 5 % Aether. Um Beobachtungen zu machen, welche Wirkung das Aetherisiren auf die Protoplasmaströmung ausübt, wurden anfangs Objecte mit möglichst lebhafter Strömung gewählt, speciell auch solche, bei denen die Chlorophyllkörner gleichzeitig von dem strömenden Protoplasma mitgerissen wurden. Als diese Versuche gelungen waren, wiederholte ich sie ebenfalls bei Objecten mit schwächer strömendem Protoplasma; es ergab sich stets dasselbe Resultat: nämlich Stillstand der Strömung im Dunkeln und Wiedererwecken derselben durch darauffolgende Beleuchtung.

Zu meinen ersten Versuchen verwendete ich Blätter und Stengellängsschnitte von *Elodea canadensis.* Ausführliche Angaben über die normale Protoplasmaströmung bei diesem Objecte werden u. a. von Keller[1]) und Hauptfleisch[2]) gemacht.

In Aetherwasser verhält sich die Strömung bei diesem Objecte, wie folgt. Wurden Blättchen oder Längsschnitte aus Stengeln von dieser Pflanze nach dem Abschneiden vom Spross sofort in 1 % Aetherwasser gelegt und am Hängetropfen beobachtet, so war anfangs keine sichtbare Strömung vorhanden, doch nach 5 Minuten stellten sich die ersten Anzeichen von Bewegung ein. Die Geschwindigkeit der Strömung nahm allmählich zu und nach etwa einer Stunde hatte sie ihr Maximum erreicht. Sodann verlangsamte sich die Bewegung wieder etwas und nach etwa zwei Stunden nahm die Strömung für längere Zeit constanten Werth an. Die Geschwindigkeit dieser Bewegung des Protoplasmas ätherisirter Objecte war aber stets eine grössere, als diejenige normaler zum Vergleich in Wasser beobachteter Objecte, wie dies aus den weiteren diesbezüglichen Versuchen hervorgeht.

Hierauf wurde das ätherisirte Object in der Glaskammer 12 Stunden lang verdunkelt und zwar mit Hülfe eines Dunkelcylinders aus schwarzer Pappe. Wurde alsdann beobachtet, so zeigte sich, dass die Bewegung stillstand, nachdem aber das Object etwa 1/2 Stunde lang dem Tageslicht ausgesetzt gewesen war, kehrte sie wieder zurück. Durch abwechselndes, etwa 1/2 Stunde

1) Ida A. Keller, l. c., p. 16 und 17.

2) Paul Hauptfleisch, l. c., p. 193.

lang dauerndes Verdunkeln oder Beleuchten konnte die Strömung nach Belieben zum Stillstand gebracht oder wieder geweckt werden. Wenn man das Object sodann in Wasser gut auswusch und 6 bis 12 Stunden lang in Wasser legte, so stellte sich nach Verdunkelung ein Stillstand der Bewegung nicht mehr ein.

Diese Versuche wurden mit einer ganzen Reihe von Präparaten anderer Objecte gemacht, sowohl chlorophyllhaltiger wie chlorophyllfreier. So mit Längsschnitten aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis*, Querschnitten aus Blättern von *Trianea bogotensis*, jungen Sprossspitzen von *Chara fragilis* und von *Nitella syncarpa*, Längsschnitten aus dem Blattstiel von *Alisma plantago*, Epidermiszellen aus Blättern von *Sagittaria sagittaefolia* etc., ferner mit nicht grünen Objecten, wie Staubfädenhaaren von *Tradescantia virginica*, Haaren von *Urtica urens*, *Colchiostema odoratissima*, *Momordica elaterium*, *Heracleum pubescens*, Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* und anderen mehr.

Ein Unterschied bei den einzelnen Objecten machte sich nur in der Dauer der Zeit geltend, welche dieselben zur Verdunkelung bis zum Stillstand der Bewegung des Protoplasmas brauchten. Bei etlichen war dieselbe länger, bei anderen wieder kürzer. Ferner musste dabei Rücksicht genommen werden auf die Stärke des beim Aetherisiren angewendeten Aetherwassers, ausserdem auf die Temperatur, und darauf, ob die Präparate von jungen oder älteren Pflanzen stammten.

Im allgemeinen zeigte sich überall dieselbe Wirkung des Aetherisirens; nämlich eine Veränderung der Protoplasmaströmung gegen Licht und Dunkelheit in der Weise, dass Bewegung bei gleichzeitiger Einwirkung von Aether nur im Licht möglich ist.

a) Transitorische Beschleunigungen bei Aethereinfluss.

Wie bereits im Vorstehenden erwähnt, ist eine der ersten Wirkungen des Aetherisirens im Licht eine Beschleunigung der Protoplasmaströmung. Derartige transitorische Beschleunigungen in Folge der Veränderung der Aussenbedingungen durch chemische Agentien werden u. a. von Hauptfleisch[1]), Klemm[2]) und Farmer[3]) erwähnt.

1) Hauptfleisch, l. c., p. 220.

2) Dr. Paul Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, Bd. XXVIII, p. 680.

3) J. B. Farmer and A. D. Waller: Observations on the action of anaesthetics on vegetable and animal protoplasm. Botan. Centralbl. 1898, Bd. 74, p. 377.

Um einen Ueberblick über die Grösse dieser Beschleunigung bei den verschiedenen Concentrationen des Aetherwassers zu erhalten, machte ich Messungen mit dem Mikrometer an einer bestimmten Zelle des Mittelparenchyms aus der Blattbasis von *Vallisneria spiralis*. Zunächst wurde das Object bis zur Constanz der Strömung in Wasser gelegt und alsdann die Geschwindigkeit der Strömung beobachtet. Darauf wurde dasselbe Object mit der betreffenden Concentration ätherisirt, vorher aber immer in Wasser gut ausgewaschen und eine Zeit lang in Wasser gelegt. Die Geschwindigkeit der Strömung wurde festgestellt nach der Zeit, in welcher eine bestimmte Strecke, in diesem Falle eine Seitenwand der Zelle, von einem ins Auge gefassten Chlorophyllkorn durchlaufen wurde. Die Länge dieser Seitenwand betrug hier 0,374 mm, sie wurde durchströmt:

bei + 20° in Wasser		in	25	Secunden
in 1/8 %	Aetherwasser	„	20	„
„ 1/4 „	„	„	18	„
„ 1/2 „	„	„	20	„
„ 1 „	„	„	22	„
„ 2 „	„	„	27	„
„ 4 „	„	trat baldiger Stillstand ein.		

Diese Messungen wurden zunächst noch einige Mal bei *Vallisneria spiralis*, dann auch bei Blättern und Längsschnitten von *Elodea canadensis* und Querschnitten aus Blättern von *Trianea bogotensis* wiederholt und hatten dasselbe Allgemeinergebniss.

Es zeigte sich dabei also, dass die schnellste Bewegung des Protoplasmas in 1/4 % Aetherwasser stattfindet, dass von da an mit ab- wie zunehmender Stärke des Aetherwassers eine Verlangsamung der Bewegung eintritt.

Zu starke Concentrationen wirken bekanntlich hemmend auf die Protoplasmaströmung. Jedenfalls zeigt sich aber, dass bei Aetherisiren bis mit 1 % Aetherwasser die Bewegung immer eine schnellere ist, als bei normalen Objecten.

b) Zeitdauer bis zum Sistiren der Protoplasmaströmung im Dunkeln und ihrer Wiederkehr im Licht bei den verschiedenen Aetherconcentrationen.

Um die Einwirkung von schwächerem und stärkerem Aetherwasser auf die Protoplasmaströmung zu beobachten, speciell mit

Rücksicht darauf, wie schnell bei Verdunkelung die Strömung zum Stillstand kommt, wurden Präparate aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis* in 1/8, 1/4, 1/2, 1, 2 und 4 % Aetherwasser zunächst zwei Stunden lang am Tageslicht stehen gelassen und dann etwa 12 Stunden lang ins Dunkle gestellt.

Beobachtete man alsdann, so zeigte es sich, dass in Wasser und 1/8 % Aetherwasser die Bewegung nicht stehen geblieben war; in 1/4—2 % Aetherwasser war dies der Fall; das Präparat in 4 % Aetherwasser war todt. Bei den Präparaten in 1/4 bis 2 % Aetherwasser konnte nun durch abwechselndes Beleuchten oder Verdunkeln die Strömung erweckt oder zum Stillstand gebracht werden. Nachdem überall Strömung eingetreten war, wurde wieder verdunkelt, um dabei die Dauer der Zeit festzustellen, welche nöthig war, um die Strömung zum Stillstand zu bringen. War dies geschehen, so wurde auch die Dauer der Zeit gemessen, welche erforderlich war, bis die Strömung im Licht wieder eintrat. Diese Versuche wurden bei + 19° ausgeführt.

Es stand die Strömung still im Dunkeln:

in 1/4 % Aetherwasser nach 31 Min.,
„ 1/2 „ „ „ 22 „
„ 1 „ „ „ 10 „
„ 2 „ „ „ 7 „

Bewegung fand darauf im Licht statt nach 1/2 Min.
„ „ „ „ „ „ „ 3 „
„ „ „ „ „ „ „ 5 „
„ „ „ „ „ „ „ 10 „

Es zeigte sich hier also, dass Bewegung nach Aetherisiren nur im Licht möglich ist; ferner, dass in der Dunkelheit die Strömung umso schneller aufhört, je stärker die Concentration des angewendeten Aetherwassers ist; endlich, dass Bewegung umso eher wieder eintritt, je schwächer das Aetherwasser ist.

c) Verhalten der Protoplasmaströmung an Präparaten in Wasser nach zuvorigem Aethereinfluss.

Um zu ermitteln, ob eine Beschleunigung oder Verlangsamung der Strömung eintritt, wenn man das Aetherwasser nur vorübergehend auf die Protoplasmaströmung einwirken lässt, wurden wiederum Präparate aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallis-*

neria spiralis verwendet. Dieselben wurden zunächst vier Stunden lang in Wasser, sodann je eine Stunde lang in die betreffende Concentration des Aetherwassers gelegt, wobei im Licht eine Beschleunigung der Bewegung gegenüber der in Wasser in allen Fällen zu bemerken war. Alsdann wurde das Object tüchtig in viel Wasser ausgewaschen und dann, nachdem die constante Strömung sich wieder eingefunden hatte, beobachtet. Brachte man dasselbe aus $^1/_4$ bis 2 % Aetherwasser direct in Wasser, so trat als Folge des Wechsels anfangs ein Stillstand der Bewegung ein, dessen Dauer mit der Stärke des Aetherwassers zunahm. Aus $^1/_8$ % Aetherwasser in Wasser gebracht, blieb die Strömung nicht stehen. In 4 % Aetherwasser wurde nur $^1/_4$ Stunde lang gelegt, da die Präparate, welche längere Zeit darin lagen, meist zu Grunde gingen. Aus meinen Mikrometermessungen war ersichtlich, dass ein vorausgehender Einfluss von Aetherwasser die Strömung im Licht in jedem Falle transitorisch beschleunigt. Am meisten geschieht dies durch die vorherige Einwirkung von $^1/_4$ % Aetherwasser. Ferner war bemerkenswerth, dass die Zeit vom Wiederbeginn der Strömung bis zur Constanz derselben dieselbe in $^1/_4$ und 4 % Aetherwasser war; nämlich 1 Stunde, ferner war es dieselbe bei $^1/_2$ und 1 % Aetherwasser; nämlich $^1/_4$ Stunde. Sodann war zu ersehen, dass die Dauer der constanten Bewegung mit zunehmender Stärke der Concentrationen des Aetherwassers abnimmt; sie steigt dagegen, je schwächer die betreffende Concentration ist. Während vor der constanten Bewegung in Wasser, wie nach Legen in Aetherwasser ein häufiges Stocken der Körnchen zu bemerken war, machte speciell vor dem Absterben der betreffenden Objecte ein Zusammenballen der Körnchen und Chlorophyllkörner die Bewegung ungleichmässig. Dabei ballten sich zunächst immer einzelne Körnchen zusammen, an die sich dann immer andere legten, bis die Strömung ins Stocken geriet.

Gemessen wurde auch hier eine Zellwand von 0,374 mm Länge.

Wenn man das Präparat aus dem Aetherwasser wieder in Wasser legte, so wurde nach Eintritt constanter Bewegung diese Strecke zurückgelegt:

aus	$^1/_8$ %	Aetherwasser	in	16	Secunden
„	$^1/_4$ „	„	„	13	„
„	$^1/_2$ „	„	„	17	„
„	1 „	„	„	17	„

aus 2 %	Aetherwasser	in	17	Secunden
„ 4 „	„	„	21	„

Bei diesem Versuche war die Strömung constant nach Einlegen in Wasser:

aus 1/8 %	Aetherwasser	nach	1	Stunde
„ 1/4 „	„	„	1	„
„ 1/2 „	„	„	1/4	„
„ 1 „	„	„	1/4	„
„ 2 „	„	„	1/2	„
„ 4 „	„	„	1	„

Wurde das Präparat aus dem Aetherwasser in Wasser gelegt, so stand die Protoplasmaströmung still, wenn es gebracht wurde:

aus 1/8 %	Aetherwasser	garnicht		
„ 1/4 „	„	etwa	5	Minuten
„ 1/2 „	„	„	15	„
„ 1 „	„	„	20	„
„ 2 „	„	„	30	„
„ 4 „	„	„	40	„

Wurden die Präparate erst ätherisirt und dann in Wasser gebracht, so dauerte, nachdem constante Strömung eingetreten war, dieselbe bei Anwendung:

von 1/8 %	Aetherwasser	24	Stunden
„ 1/4 „	„	10	„
„ 1/2 „	„	6	„
„ 1 „	„	2	„
„ 2 „	„	3/4	„
„ 4 „	„	10	Minuten.

Also hatte Aether eine Schädigung veranlasst, da bei Präparaten, welche nicht ätherisirt worden waren, sondern nur in Wasser lagen, eine constante Strömung noch nach zwei Tagen zu beobachten war. Sodann verlor sie ihre Constanz, bis die Präparate zu Grunde gingen. Diese Messungen wurden zunächst noch einige Mal an Längsschnitten aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis*, dann auch bei Blättern und Längssschnitten aus Stengeln von *Elodea canadensis*, sowie Querschnitten aus Blättern von *Trianea bogotensis* wiederholt und hatten dasselbe Allgemeinergebniss.

d) Farbiges Licht.

Zur Verdunkelung verwendete ich bei meinen Versuchen schwarze Pappcylinder, doch genügte bei einigen Objecten schon das Dämmerlicht und ebenso das schwache Tageslicht im hinteren, vom Fenster etwas entfernteren Theile des Zimmers, um die Protoplasmaströmung ätherisirter Objecte zum Stillstand zu bringen.

Da es nun von hohem Interesse war, zu wissen, welche Lichtstrahlen des Spectrums hauptsächlich an der Erhaltung der Bewegung des Protoplasmas ätherisirter Objecte im Licht betheiligt sind, wurden Versuche mit verschiedenfarbigem Licht gemacht.

Die Untersuchungen von Sachs[1]) und Pfeffer[2]) ergaben, dass bei normalen sonstigen Verhältnissen die stärker brechbaren Strahlen des Spectrums die wirksamsten im gemischten Licht für das Wachsthum und die Bewegung der Pflanzen sind. Mit Bezug hierauf schreibt Pfeffer[3]) in seiner Pflanzenphysiologie: „Auf die uns als Wachsthum und Bewegungen (Blattbewegungen, Heliotropismus, Gewebespannung, Bewegungen des Protoplasmas und der Schwärmsporen) entgegentretenden mechanischen Leistungen (einschliesslich der Herstellung des Phototonus) haben der Regel nach die stärker brechbaren Strahlen den grössten Einfluss."

Um für die Protoplasmaströmung ätherisirter Objecte zu ermitteln, welche Strahlen des Spectrums es sind, welche speciell bei der Verdunkelung die Hemmung der Bewegung verursachen, bediente ich mich zweier doppeltwandiger Flaschen, von denen die eine mit doppeltchromsaurer Kalilösung, die andere mit einer concentrirten Lösung von Kupferoxydammoniak gefüllt war. Die eine liess also die stärker brechbare und die andere Flasche die schwächer brechbare Hälfte des sichtbaren Spectrums hindurch. Es war nun die Frage zu lösen, welche Strahlengattungen in diesem Falle wirksam wären.

Blättchen und Stengellängsschnitte mit gut strömendem Protoplasma aus *Elodea canadensis* und Schnitte aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis* wurden in $^1/_2$ $^0/_0$ Aetherwasser sowohl dem blauen, wie dem rothen Licht vier Stunden

1) Sachs, Wirkung farbigen Lichtes auf Pflanzen. Botan. Zeitung 1864, p. 353 u. ff.

2) Pfeffer, Die Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen, p. 1—77. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg 1874, I.

3) Pfeffer. Pflanzenphysiologie, I. Aufl., 1881, II. Band, p. 150.

lang ausgesetzt. Nach dieser Zeit strömte das Protoplasma der unter dem blauen Cylinder liegenden Präparate noch ebenso wie vorher. Bei den unter dem rothen liegenden war die Strömung jedoch zur Ruhe gekommen.

Dieselben Präparate wurden nochmals 12 Stunden lang dem blauen und dem rothen Licht ausgesetzt. Nach dieser Zeit stand die Plasmaströmung unter dem rothen Cylinder still, während das Protoplasma der dem blauen Licht ausgesetzten Präparate ununterbrochen wie zuvor strömte.

Schliesslich wurden ätherisirte Präparate noch 48 Stunden lang dem farbigen Licht ausgesetzt. Nach dieser Zeit war bei Verwendung von Tageslicht bei den dem rothen Licht ausgesetzten Präparate Protoplasmaströmung nicht mehr zu bemerken, während dieselbe bei den dem blauen Licht ausgesetzten immer noch andauerte.

Beobachtete man die vorher im rothen Licht aufbewahrten Präparate im Tageslicht weiter, so sah man, dass die vorher zur Ruhe gekommene Protoplasmaströmung nach einiger Zeit wieder eintrat.

Andererseits hielt die Protoplasmaströmung der zuvor dem blauen Licht ausgesetzten ätherisirten Präparate ebenso an, wie diejenige solcher vorher mit einem schwarzen Pappcylinder verdunkelten normalen Objecte, welche nicht ätherisirt worden waren, wenn sie wieder dem Tageslicht ausgesetzt wurden.

Um auch den Nachweis zu liefern, dass die Erscheinungen im farbigen Licht dieselben bei grünen wie bei chlorophyllfreien Objecten sind, wurden weitere Versuche mit ätherisirten Haaren von *Rheum officinale*, *Heracleum pubescens*, sowie mit Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* und Staubfädenhaaren von *Tradescantia virginica* und *Colchiostema odoratissima* gemacht. Stets aber zeigte es sich, dass rothes Licht wie Dunkelheit wirkt, während blaues Licht die Strömung zu erhalten vermag.

Man muss daher im stärker brechbaren Theile des Spectrums die Strahlen suchen, welche die Erhaltung der Protoplasmaströmung bei ätherisirten Objecten verursachen.

e) Verhalten der Protoplasmaströmung etiolirter Pflanzen bei veränderten Aussenbedingungen.

Für die Beurtheilung des Zusammenhanges zwischen Licht und Aetherwirkung konnte es von Werth sein, die Protoplasma-

strömung normaler Objecte mit der von gewisse Zeit dunkel gehaltenen, bezw. im Dunkeln erwachsenen (etiolirten) Pflanzen nach Einwirkung des Aethers zu vergleichen.

Bei meinen ersten diesbezüglichen Versuchen wurden die betreffenden Objecte zunächst kürzere Zeit verdunkelt, ehe der Aether zur Einwirkung gebracht wurde. So legte ich ein Blättchen von *Elodea canadensis* mit gut strömendem Protoplasma 24 Stunden lang im Dunkeln in Wasser. Die Geschwindigkeit der Bewegung im Protoplasma hatte sich nach dieser Zeit nur unwesentlich verlangsamt. Darauf wurde dasselbe Object in $^1/_2$ % Aetherwasser gelegt, worin es kurze Zeit später am Licht lebhaft strömte. Nachdem es 24 Stunden lang ätherisirt ins Dunkle gebracht worden war, liess sich keine Bewegung mehr daran nachweisen. Hierauf konnte beliebig, je nachdem man das Präparat dem Licht oder der Dunkelheit aussetzte, Bewegung im Protoplasma erzielt oder dieselbe zum Stillstand gebracht werden.

Alsdann wurde das Object wieder in Wasser ausgewaschen und 24 Stunden lang, nachdem Strömung abermals eingetreten war, ins Dunkle gestellt.

Die Protoplasmabewegung war nach Ablauf dieser Zeit zwar etwas verlangsamt, doch strömte das Protoplasma ununterbrochen, gleichviel, ob sich das Präparat am Licht oder im Dunkeln befand.

Derselbe Versuch wurde auch gemacht, indem ein ganzer Spross von *Elodea canadensis* in Wasser erst 24 Stunden lang ins Dunkle gebracht und dann ätherisirt wurde. Untersuchte man hierauf die einzelnen Blättchen in derselben Weise wie vorher, so wurden dieselben Resultate erzielt.

Zu weiteren Versuchen dienten etiolirt gezogene und nebenbei vergleichsweise normale Keimlinge von *Cucurbita pepo*. Behandelte man die Haare von solchen Pflanzen 2 Stunden lang mit $^1/_2$ % Aetherwasser, so zeigte sich die Protoplasmaströmung derselben bedeutend beschleunigt. Wenn man dieselben ätherisirten Objecte darauf 24 Stunden lang verdunkelte, so war nach dieser Zeit die Strömung gehemmt. Durch abwechselnde Beleuchtung oder Verdunkelung konnte die Strömung darauf wieder erweckt oder zum Stillstand gebracht werden. Legte man solche zuvor ätherisirte Objecte in Wasser, so trat nach einiger Zeit normale Protoplasmaströmung wieder ein, auf welche Beleuchtungswechsel keinen Einfluss mehr hatte.

Derselbe Versuch wurde darauf an anderen etiolirt gezogenen und nebenbei immer vergleichsweise an normalen Objecten wiederholt. So an Längsschnitten aus der Epidermis bei Keimlingen von *Vicia faba*, Brennhaaren von *Urtica urens*, Längsschnitten aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis* und an jungen Sprossspitzen von längere Zeit ins Dunkle gestellten Sprossen von *Chara fragilis*.

Es zeigte sich bei den Versuchen mit ätherisirten, etiolirten, ebenso wie bei den vor der Einwirkung des Aethers bloss einige Zeit ins Dunkle gestellten Pflanzen im allgemeinen, dass sie sich in derselben Weise wie normale zum Vergleich mit Aether beobachtete Objecte verhalten; denn auch bei solchen Objecten ist bei gleichzeitiger Einwirkung von Aether Protoplasmaströmung nur im Licht möglich.

Daher ist es ausgeschlossen, dass diese Modification der Protoplasmabewegung bei Beleuchtungswechsel als eine Folge der Assimilation zu betrachten ist, sondern sie muss als eine Wirkung des Aethers auf das Protoplasma angesehen werden.

III. Chloroformeinfluss auf die Lichtreaction.

Da Chloroform auf andere Functionen der Pflanzen, wie schon erwähnt, ähnlich wirkt wie Aether, so bemühte ich mich, durch weitere Versuche zu ermitteln, ob Chloroform einen gleichen Einfluss auf Lichtreaction bei der Protoplasmaströmung ausübt wie Aether.

Zu diesem Zwecke wurde eine Lösung von 0,5 g Chloroform in 100,0 Wasser hergestellt und daraus wiederum Verdünnungen von 0,025 %, 0,5 % und 1 %; also 0,000125 %, 0,0025 % und 0,005 % Chloroformwasser.

In diese schwachen Lösungen legte ich theilweise Präparate von grünen Pflanzen, wie Blättchen und Stengellängsschnitte von *Elodea canadensis*, Längsschnitte aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis* und Querschnitte aus den Blättern von *Trianea bogotensis*, andererseits Präparate von chlorophyllfreien Objecten, wie Haare von *Heracleum pubescens*, Staubfädenhaare von *Tradescantia virginica* und *Colchiostema odoratissima*, sowie Wurzelhaare von *Trianea bogotensis*, und liess etwa 24 Stunden lang diese Lösungen darauf einwirken.

In 0,000125 % Chloroformwasser wurde die Strömung zwar etwas beschleunigt, doch bedingte es keinen Unterschied im Verhalten der Protoplasmabewegung gegen Licht oder Dunkelheit.

In 0,0025 % und 0,005 % Chloroformwasser dagegen war dieselbe Erscheinung der Modification des Lichteinflusses auf die Protoplasmaströmung zu bemerken wie in Aetherwasser.

Wenn man die Präparate aber einige Zeit lang nach dem Chloroformiren in Wasser legte, so strömte ihr Protoplasma auch im Dunkeln weiter und die Veränderung im Verhalten gegen Beleuchtungswechsel war nicht mehr zu erzielen.

Durch 0,5 % Chloroformwasser kam die Strömung auch schon im Licht zum Stillstand; sie kehrte jedoch nach Auswaschen in Wasser wieder zurück.

IV. Einfluss von Säuren auf die Lichtreaction.

Bemerkenswerth ist ferner, dass die Protoplasmaströmung bei dauernder Entziehung der Kohlensäure im Dunkeln zum Stillstand kommt.

Eine Glaskammer wurde zur Hälfte mit einer 10—20 % Kalium- oder Natriumhydratlösung gefüllt und ans Deckglas derselben in einem Hängetropfen Wasser ein Blättchen von *Elodea canadensis* mit lebhafter Protoplasmaströmung gebracht. Das Deckglas wurde auch hier mit dem Gemisch aus Wachs mit wenig Fett auf dem Ringe festgeklebt. Beobachtete man nun, so konnte man bemerken, dass am Licht sowohl nach 2 Stunden, als auch nach mehreren Tagen lebhafte Strömung vorhanden war. Wurde aber verdunkelt, so kam die Bewegung zum Stillstand; durch darauf folgende Beleuchtung war es jedoch möglich, die Strömung wieder zu erwecken.

Um den Nachweis dafür zu liefern, dass diese Erscheinung auch bei Gegenwart von mehr Luft eintritt, als in einer Glaskammer zugegen ist, und damit man sicher sein konnte, dass diese Erscheinung also nicht etwa auf Sauerstoffmangel beruht, bediente ich mich bei meinen ferneren Versuchen einer Glasglocke, wie bei den vorher beschriebenen Aetherversuchen. Unter der Glasglocke wurde ein Schälchen mit Kali- oder Natronlauge aufgestellt und über dasselbe eine offene Glaskammer mit dem betreffenden Object in Wasser oder dergleichen gelegt. Die Dauer der Zeit, nach welcher hierbei die Strömung im Dunkeln zum Stillstand kam,

richtete sich nach der Stärke der angewendeten Lauge. Die Hemmung der Strömung war z. B. durch eine 20% Lauge schneller als durch eine 10% zu erreichen. Die Versuche mit einer Lösung von Kaliumhydrat ergaben stets dieselben Resultate wie die mit einer solchen von Natriumhydrat. Sie wurden auch hier mit all den Objecten gemacht, welche bei den Versuchen über die Aethereinwirkung auf die Lichtreaction zur Verwendung gelangten. In allen Fällen trat beim Verdunkeln Stillstand und nach darauffolgender Belichtung Bewegung der Protoplasmaströmung ein.

Brachte man aber die betreffenden Objecte aus dem Kohlensäure-freien Raume im Dunkeln an die atmosphärische Luft, während ihre Protoplasmaströmung noch stillstand, so trat, jedenfalls in Folge des Kohlensäuregehaltes der Luft, die Strömung alsbald wieder ein.

Bei grünen Objecten könnte man sich denken, dass durch Lösungen von Kalium- oder Natriumhydrat der umgebenden Luft die Kohlensäure entzogen wird, und dass in Folge dessen die Kohlensäure dem betreffenden Object bei der Assimilation fehlt. Da sich jedoch chlorophyllfreie Objecte gleich verhalten, so hat die Sache mit der Kohlensäureassimilation nichts zu thun. Ohnehin kommt Kohlensäure im Dunkeln nicht in Betracht und ebenfalls dann nicht, wenn die Präparate ans Licht gebracht werden, da es doch in letzterem Falle nur die Lichtwirkung ist, welche die Protoplasmaströmung unterhält, obwohl die Assimilation beschränkt ist.

Durch weitere Versuche bemühte ich mich die Frage zu lösen, ob nicht durch saure Reaction der Flüssigkeit, in welche die Versuchsobjecte über die Kalium- oder Natriumhydratlösung gelegt wurden, die Wirkung der Kohlensäure im Dunkeln zu ersetzen sei. Hierbei zeigte es sich in der That, dass die Kohlensäure in diesem Falle, sowohl durch organische, wie durch anorganische nicht flüchtige Säuren, als auch durch saure Salze ersetzt werden kann. Legte ich nämlich die Objecte nicht in Wasser, sondern in Lösungen von nicht flüchtigen Säuren oder sauren Salzen über das Schälchen mit der Lauge und verdunkelte, so kam die Protoplasmaströmung nicht zum Stillstand.

Zu diesem Zwecke verwendete ich Lösungen von Citronensäure 1 : 20000, Weinsäure 1 : 50000, Phosphorsäure 1 : 10000, Kaliummonophosphat 1 : 5000, saures Kaliumsulfat 1 : 5000 und Natriumbicarbonat 1 : 3000. Während bei den zuerst genannten

Salzen und Säuren das Strömen im Dunkeln über den Lösungen von Kalium- oder Natriumhydrat längere Zeit fortdauerte, so war dies bei Natriumbicarbonat nur während der ersten Stunden zu bemerken, da wohl aus ihm im Laufe der Zeit Kohlensäure entfernt wurde und also ein Salz mit geringerem Kohlensäuregehalt entstand.

Endlich versuchte ich noch das Verhalten der genannten Objecte zu erörtern, wenn sie in Aether- oder Chloroformwasser über Lösungen von Kalium- oder Natriumhydrat aufbewahrt wurden. Es zeigte sich, dass beim Verdunkeln ein Stillstand der Protoplasmaströmung, bei darauf folgendem Belichten aber ein Wiedererwecken derselben stattfand.

Das Ergebniss dieser Versuche ist also kurz folgendes: Die Protoplasmaströmung kommt bei dauernder Kohlensäureentziehung im Dunkeln zum Stillstand. Im Licht tritt jedoch die Bewegung wieder ein. Die Wirkung der Kohlensäure im Dunkeln lässt sich durch diejenige von nicht flüchtigen organischen oder anorganischen Säuren oder sauren Salzen ersetzen. Die Gegenwart von Säuren und speciell auch der Kohlensäure ist daher von grossem Einfluss auf die Reactionsfähigkeit des Protoplasmas gegen Licht und Dunkelheit.

V. Verhalten der Protoplasmaströmung gegen Beleuchtungswechsel bei Gegenwart von Ammoniumcarbonat, Alkohol und Alkaloiden.

Ausser Aether und Chloroform wurden noch einige andere Stoffe mit Bezug auf ihren Einfluss auf die Protoplasmaströmung bei Beleuchtungswechsel untersucht. Es kamen hierbei speciell solche in Betracht, von denen man weiss, dass ihnen schon bei normalen sonstigen Verhältnissen eine ausgesprochene Wirkung auf das Protoplasma zukommt, indem sie Deformationen ausüben; nämlich Ammoniumcarbonat, Alkohol und unter den Alkaloiden Strychnin und Cocaïn.

Als Versuchsobjecte dienten hier Blättchen von *Elodea canadensis*, Längsschnitte aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis* und Staubfädenhaare von *Tradescantia virginica*.

Was die Wirkung von Ammoniak oder Ammoniumcarbonat anbelangt, so möchte ich in erster Linie auf die Untersuchungen Klemm's[1]) hinweisen. Dieselben ergaben, dass diese Körper u. a. schon in sehr schwachen Verdünnungen die Protoplasmabewegung zum Stillstand bringen. Bei Anwendung einer Ammoniumcarbonatlösung von 1 : 10000 war bei meinen Versuchen die Protoplasmaströmung zwar noch vorhanden, doch trat in Folge der Einwirkung derselben eine Veränderung der Strömung gegen den Wechsel von Licht und Dunkelheit nicht ein.

Alkohol wurde in 1—6 % Lösung angewendet. Die Protoplasmaströmung wurde zwar beschleunigt, doch konnte hierdurch eine Veränderung derselben bei Beleuchtungswechsel nicht erzielt werden.

Bei Einwirkung von Lösungen von Alkaloiden, wie z. B. salzsaurem Cocaïn oder salpetersaurem Strychnin, auf grüne wie farblose Objecte, war nur zu bemerken, dass sie schädigend auf den Zellinhalt wirken. Eine Veränderung der Empfindlichkeit der Protoplasmaströmung gegen Licht und Dunkelheit war damit jedoch nicht verknüpft.

Aus diesen Versuchen ergiebt sich daher, dass Ammoniumcarbonat, Alkohol und die genannten Alkaloide die Fähigkeit nicht besitzen, eine Modification des Lichteinflusses auf die Protoplasmaströmung in dem Sinne auszuüben, wie dies bei Anwendung von Aether oder Chloroform der Fall ist.

VI. Einfluss des Aetherisirens auf die Lage des Maximums und Minimums der Temperatur und den Erfolg von Temperaturschwankungen bei der Protoplasmaströmung.

Die hier in Betracht kommenden Versuche sollten über zwei Punkte Aufklärung verschaffen; nämlich erstens darüber, ob bei ätherisirten Präparaten die Zeitdauer der Protoplasmaströmung auf den Temperaturgrenzen länger oder kürzer ist als diejenige normaler ohne Aether beobachteter Objecte, und zweitens, ob die Protoplasmaströmung auf plötzlichen Temperaturwechsel hin bei ätherisirten Objecten anders als bei normalen reagirt. Neben-

1) Klemm, l. c., p. 664 und 665.

erscheinungen des Temperatureinflusses, wie z. B. Deformationen blieben hierbei unberücksichtigt.

Das bisher über Temperaturgrenzen und Temperaturschwankungen Bekannte ist u. a. bei Pfeffer[1]) zu finden.

Ausserdem erwähnen auch Klemm[2]) und Schaefer[3]) einiges über die in dieser Beziehung bisher gemachten Untersuchungen.

1. Aethereinfluss auf die Zeitdauer der Strömung auf ihren Temperaturgrenzen.

Um zu ermitteln, ob normale Objecte längere Zeit als ätherisirte auf der Maximal- oder Minimaltemperatur für ihre Protoplasmabewegung strömen, so operirte ich z. B. mit Längsschnitten aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis*, bei denen die Strömung, wie auch von Velten[4]) gefunden wurde, bei — 1° und bei + 45° schon nach kurzer Zeit aufhört. Ersetzte ich aber das Wasser, in welchem die Präparate bei diesen Versuchen lagen, durch Aetherwasser, so war, wie aus nachstehender Tabelle ersichtlich ist, die Zeitdauer der Strömung bei ätherisirten Objecten stets eine längere auf diesen Temperaturgrenzen als bei normalen in Wasser liegenden Objecten. Wurden die ätherisirten und die zum Vergleich dienenden normalen Präparate aus dem Zimmer von + 18° nach einem Raume von — 1° gebracht, so ergab sich nach wiederholten Versuchen, dass bei — 1° die Protoplasmaströmung stillstand:

in Wasser	nach	2	Minuten
in 1/8 % Aetherwasser	„	10	„
„ 1/4 „ „	„	15	„
„ 1/2 „ „	„	20	„
„ 1 „ „	„	33	„
„ 2 „ „	„	22	„
„ 4 „ „	„	10	„

Wurden die Präparate von + 18° eben auf — 1° gebracht, so trat zunächst eine, wenn auch nur vorübergehende Beschleunigung der Bewegung des Protoplasmas ein, welche aber bald langsamer

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl. 1881, II. Band, p. 385.

2) Klemm, l. c., p. 635.

3) Schaefer, Zur Lehre von der Reaction des Protoplasmas auf thermische Reize. Flora 1898, p. 135.

4) Velten, Ueber die Verbreitung der Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. Flora 1876, p. 177.

wurde, bis sich die Chlorophyllkörner bezw. Körnchen zusammenballten und schliesslich ein Stillstand der Strömung eintrat.

Es war also ein transitorischer Beschleunigungsreiz zu bemerken. Beachtenswerth ist ferner, dass ätherisirte Präparate stets längere Zeit der niedrigen Temperatur ausgesetzt werden können, ohne dass die Protoplasmabewegung gänzlich aufhört, als normale. Während diese Fähigkeit bei Anwendung von $^1/_8$—1 % Aetherwasser zunimmt, fällt sie wieder bei Gegenwart von Aetherwasser mit einem höheren Gehalt als 1 %.

Hiernach wurde auch die Zeitdauer der Protoplasmaströmung auf ihrer Maximaltemperatur bei ätherisirten und zum Vergleich immer an normalen Objecten untersucht. Dabei bediente ich mich des sehr leicht regulirbaren, heizbaren Objecttisches, welcher nach Pfeffer's[1]) Angaben construirt ist. Mit Hülfe dieses Apparates lassen sich höhere Temperaturen leicht constant erhalten oder es können auch beliebige Temperaturschwankungen ausgeführt werden. Bei diesen Versuchen wurden die Glaskammern in ein Glaskästchen mit warmem Wasser gelegt, welches alsdann auf die bestimmte Temperatur gebracht wurde. Die von mir benutzten Glaskammern mussten hierbei einen besonders guten Verschluss erhalten. Wegen der leichten Schmelzbarkeit von Paraffin wurden die Ringe auf den Objectträgern und ebenso die Deckgläser auf den Ringen mit einem Gemisch aus Fett mit viel Wachs festgeklebt und schliesslich die ganze Glaskammer noch von einem schmalen Gummiring umgeben.

Aetherisirte Präparate aus *Vallisneria spiralis* wurden von + 18° auf + 45° gebracht. Die Strömung stand hierbei still:

in Wasser	nach	2	Minuten
in $^1/_8$ % Aetherwasser	„	4	„
„ $^1/_4$ „ „	„	20	„
„ $^1/_2$ „ „	„	18	„
„ 1 „ „	„	13	„
„ 2 „ „	„	1	„
„ 4 „ „		sofort.	

Auf diese hohe Temperatur gebracht, war anfangs vorübergehend ein Beschleunigungsreiz der Bewegung des Protoplasmas zu beobachten, welche aber allmählich langsamer wurde, bis ein

1) W. Pfeffer, Ein neuer heizbarer Objecttisch. Zeitschrift für Mikroskopie, 1890, Band VII, Heft 4, p. 433.

Zusammenballen der Chlorophyllkörner eintrat und schliesslich die Bewegung aufhörte. Bemerkenswerth ist hierbei noch, dass die Fähigkeit ätherisirter Objecte, bei ihrer Maximaltemperatur längere Zeit zu strömen als normale, nur bis zu einer Concentration von $^1/_4$ % steigt, dann aber bei Anwendung von Aetherwasser mit einem höheren Gehalt als $^1/_4$ % ab wieder fällt. Ein ähnliches Verhalten war ja auch bei den Versuchen mit der Minimaltemperatur zu bemerken, nur dass dort die Fähigkeit bis zur Anwendung von 1 % Aetherwasser stieg und dann erst wieder fiel. Ebenso bei niedriger, wie bei hoher Temperatur war anfangs ein transitorischer Beschleunigungsreiz zu bemerken. Ueberhaupt waren die Erscheinungen des Einflusses von Aether auf die Strömung bei ihrer Maximaltemperatur dieselben wie bei ihrer Minimaltemperatur.

In jedem Falle steht aber fest, dass Aetherisiren die Zeitdauer der Strömung bis zu ihrem Stillstand auf ihren Temperaturgrenzen verschiebt. Die Beweglichkeit des Protoplasmas bleibt in diesem Falle bei ätherisirten Objecten noch erhalten, während sie bei normalen viel früher aufhört.

2. Aethereinfluss auf die Protoplasmaströmung bei plötzlichem Temperaturwechsel.

Die Untersuchungen, welche mit Bezug auf plötzliche Temperaturschwankungen von Hauptfleisch[1]) gemacht wurden, ergaben, dass Erhöhungen oder Erniedrigungen um 10—20° im Stande sind, sofern Strömung überhaupt erzielt werden kann, dieselbe hervorzurufen. Weitere bemerkenswerthe Angaben hierüber werden auch von Klemm[2]) gemacht. Im Anschluss an diese Arbeiten suchte ich das Verhalten der Protoplasmaströmung bei anderen Temperaturschwankungen zunächst an normalen Objecten zu erörtern, z. B. eines Sprunges, der von der Zimmertemperatur auf eine Temperatur gemacht wurde, die etwas über dem Minimum der Strömung für das betreffende Object lag. Die Präparate, in diesem Falle Längsschnitte aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis*, Querschnitte aus den Blättern von *Trianea bogotensis* und Blättchen und Stengellängsschnitte aus *Elodea canadensis*, wurden zunächst 4 Stunden lang in Wasser gelegt, wodurch eine gute und

1) Hauptfleisch, l. c., p. 209/210.
2) Klemm, l. c., p. 635—644.

constante Strömung erzielt wurde. Sodann wurden diese Objecte plötzlich von + 20° auf + 6°, + 3° und + 1,5° gebracht und jedesmal ¼ Stunde lang jeder dieser niedrigen Temperaturen ausgesetzt. Als Wirkung hiervon trat in jedem dieser drei Fälle nur eine vorübergehende Beschleunigung der Bewegung ein. Nun wurde sowohl von + 1,5°, + 3° und + 6° auf + 20° gebracht. Bei diesem Sprunge stand jedesmal die Strömung vorübergehend still und zwar etwa 1 Minute lang bei + 1,5°, ½ Minute bei + 3° auf + 20°. Kein Stillstand, sondern nur sehr langsame Bewegung trat ein bei + 6° auf + 20°. Bei dem Sprunge von + 1,5° und + 3° auf + 20° trat nach dem Stillstand anfangs immer eine sehr langsame Strömung ein, wobei die Chlorophyllkörner zusammengeballt waren. Nach etwa 10—15 Minuten war die Strömung aber wieder normal. Wurde weiter beobachtet, so zeigte sich etwa ¼ Stunde später eine Beschleunigung der Strömung, welche etwa 15—20 Minuten lang aushielt, alsdann trat wieder eine Verlangsamung der Strömung ein, nach etwa 6 Stunden war die Bewegung jedoch wieder normal.

Hierauf wurden die genannten Präparate in 1 % Aetherwasser 4 Stunden lang gelegt und alsdann ätherisirt von + 1,5°, + 3° und + 6° auf + 20° gebracht. Jetzt war nur eine vorübergehende Beschleunigung, der bald darauf normale Strömung folgte, zu bemerken. Wurde dann aber von + 20° auf + 6°, + 3° und + 1,5° gebracht, so war weder eine Verlangsamung, noch eine Beschleunigung, noch ein Stillstand der Bewegung des Protoplasmas zu bemerken, sondern die Strömung verlief in derselben Weise wie zuvor.

Weitere Versuche wurden gemacht, um zu ermitteln, ob ein Sprung von der Zimmertemperatur auf das Optimum der Strömung des betreffenden Objectes einen Einfluss ausüben könnte. Die Temperatur des Wassers, von der ich ausging, war in allen Fällen + 20°. Als Versuchsobjecte dienten wieder Präparate aus denselben Pflanzen wie vorher, zunächst aus *Vallisneria spiralis*. Dieselben wurden in Wasser von + 20° gelegt, und nachdem constante Strömung vorhanden war, 5 Minuten lang einer Temperatur von 38,75° ausgesetzt, wodurch allmählich eine sehr lebhafte Strömung erzielt wurde. Schliesslich wurden diese Präparate wieder auf + 20° gebracht. Hierdurch wurde die Strömung anfangs für 5 Minuten gehemmt. Gegen Ende dieser Zeit war ab und zu ein Zittern der Körnchen zu bemerken, welches allmählich zunahm, bis die Strömung nach weiteren 5 Minuten wieder eintrat. Dieselbe

war dann vorübergehend etwa 1 Minute lang sehr beschleunigt, wurde dann wieder langsamer, bis sie nach etwa $^1/_4$ Stunde wieder normal war. Derselbe Versuch ergab bei den anderen Objecten dieselben Resultate.

Während also der Temperatursprung von + 20° auf + 38,75°, bezw. der Zimmertemperatur auf die Optimaltemperatur der Strömung bei meinen Versuchen mit *Vallisneria spiralis* die Bewegung allmählich sehr lebhaft machte, begleitete den Sprung rückwärts zunächst eine Hemmung der Strömung, sodann machte sich erst eine vorübergehende Beschleunigung bemerkbar, dann gleichsam eine Ermattung, welche durch eine vorübergehende Verlangsamung zum Ausdruck kam, bis die Bewegung schliesslich wieder normal wurde.

Um die Wirkung von Temperatursprüngen aus der des Zimmers auf die des Optimums der Strömung ätherisirter Objecte zu ermitteln, wurden folgende Versuche gemacht. Es wurden dabei Präparate aus denselben Pflanzen, wie vorher, verwendet. Dieselben wurden bei + 20° mit $^1/_4$ % Aetherwasser ätherisirt; dann wurden sie auf ihre Optimaltemperatur gebracht, z. B. *Vallisneria spiralis* auf 38,75°, wobei auch nur zu bemerken war, dass die Bewegung allmählich lebhafter wurde. Sobald aber rückwärts auf + 20° gebracht wurde, trat kein Stillstand der Bewegung ein, sondern die Strömung ging gleichmässig fort.

Schliesslich wurden noch Versuche gemacht, indem diese Präparate von + 6° auf + 26°, also nicht ganz auf das Optimum ihrer Strömung gebracht wurden. Waren die Präparate nicht ätherisirt, so konnte man eine Verlangsamung, der aber bald eine vorübergehende Beschleunigung folgte, bemerken. Etwa 1 Stunde später war die Strömung wieder normal. Wurde dieser Versuch jedoch an mit $^1/_4$ % Aetherwasser ätherisirten Objecten gemacht, so war keine Veränderung in der Geschwindigkeit der Bewegung zu bemerken.

Hierbei zeigt sich also, dass Aetherisiren die Protoplasmaströmung gegen den Einfluss von Temperatursprüngen unempfindlicher macht als dies bei normalen Objecten der Fall ist. Die Wirkung dieser thermischen Reize auf die Bewegung des Protoplasmas ätherisirter Objecte wird daher abgeschwächt.

VII. Aethereinfluss auf die Protoplasmaströmung bei gleichzeitigen Gaseinwirkungen.

a) Sauerstoffentziehung durch den Wasserstoffstrom.

Ebenso lange wie man die Protoplasmabewegung kennt, weiss man auch, dass für ihre Erhaltung der Sauerstoff ein Bedürfniss ist. Denn schon im Jahre 1772 wurde von Corti, dem Entdecker der Protoplasmaströmung, der Sauerstoff als nöthige Bedingung für die Erhaltung derselben in *Chara*-Zellen festgestellt. Später zeigte Kühne[1]), dass die Bewegungen bei Ausschluss von Sauerstoff zwar sehr bald aufhören, dass sie aber wieder zu Stande kommen, wenn der Sauerstoff nach nicht allzulanger Zeit zugelassen wird. Genauere Untersuchungen der Sauerstoffgrenze, welche die Wiederbelebung der erloschenen Bewegung hervorruft, wurden von Clark[2]) gemacht.

Ferner machte Kühne[3]) die Beobachtung, dass an Sprossen von einigen *Nitella*-Species Strömung noch einige Zeit nach der Sauerstoffentfernung vorhanden ist. Neuerdings wurde von Ritter[4]) diese interessante Thatsache näher verfolgt, und seine Versuche bestätigen, dass in manchen Fällen die Strömung noch eine Zeit lang ohne Sauerstoff fortdauern kann.

An den von mir benutzten Objecten, nämlich Querschnitten aus Blättern von *Trianea bogotensis*, war bei Sauerstoffentziehung durch einen Wasserstoffstrom zu bemerken, dass etwa nach 3 Stunden ein völliger Stillstand der Strömung eintrat. Wurde anstatt Wasserstoff wieder Luft zugeleitet, so begann nach durchschnittlich 12 Minuten das Protoplasma von Neuem zu strömen. Der Wasserstoffapparat und die Metallkammer, welche ich benutzte, waren nach der von Clark verwendeten Methode zusammengestellt.

In der Metallkammer wurde das betreffende Präparat entweder in Wasser oder der betreffenden Concentration des Aetherwassers beobachtet. War letzteres der Fall, so wurde zwischen die Metall-

---

1) Kühne, Leipzig 1864: Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität, p. 88/9 u. 105.

2) Clark, Ueber den Einfluss niedriger Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasmas. Berichte der botan. Gesellschaft 1888, Band 6, p. 273.

3) Kühne, Zeitschrift für Biologie, Bd. 36, 1898. p. 425.

4) Georg Ritter, Die Abhängigkeit der Plasmaströmung und der Geisselbewegung vom freien Sauerstoff. Flora 1899, 86. Bd., 4. Heft, p. 329.

kammer und die Waschflasche noch eine zweite Flasche mit dem in Frage kommenden Aetherwasser eingeschaltet, damit bei der Sauerstoffentziehung das Aetherwasser seine Concentration behielt. Die Präparate wurden verdunkelt zum Ausschluss des bei der Assimilation grüner Objecte gebildeten Sauerstoffes. Nur zur Beobachtung wurde auf kurze Zeit das Tageslicht zugelassen.

Die weiteren Versuche sollten zeigen, wie sich die ätherisirten Objecte bei Sauerstoffentziehung verhielten. Aetherisirte Präparate aus Querschnitten von Blättern von *Trianea bogotensis* wurden in der Kammer dem Wasserstoffstrome ausgesetzt. Hierbei zeigte es sich, dass ätherisirte Objecte im Vergleich zu normalen im Wasserstoff liegenden empfindlicher gegen Sauerstoffentziehung geworden waren; denn je stärker das Aetherwasser war, umso schneller blieb die Strömung stehen und umso weniger war etwas von dem bei an in Wasser liegenden Präparaten bemerkten Steigen oder Fallen der Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung zu beobachten.

Wie aus nachstehender Tabelle ersichtlich ist, war auch die Zeit des Stillstandes der Strömung bis dieselbe nach Verweilen der Präparate an der Luft wieder begann, bei Anwendung von $1/2$ % Aetherwasser länger; sie wurde jedoch mit zunehmender Stärke des Aetherwassers und zwar bis zu 2 % wieder kürzer.

Die Dauer der Strömung bei Sauerstoffentziehung durch den Wasserstoffstrom betrug:

in Wasser	3	Std., sie kehrte wieder zurück nach	12	Min.
in $1/8$ % Aetherwasser	$2\,1/4$	„ „ „ „ „ „	3	„
„ $1/4$ „ „	2	„ „ „ „ „ „	8	„
„ $1/2$ „ „	1	„ „ „ „ „ „	10	„
„ 1 „ „	8	Min. „ „ „ „ „	3	„
„ 2 „ „	5	„ „ „ „ „ „	5	„
„ 4 „ „	—	„ „ „ „ „	—	

Diese Versuche wurden auch mit Blättchen von *Elodea canadensis* und Längsschnitten aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis* wiederholt und hatten dasselbe Allgemeinergebniss.

Bei der Sauerstoffentziehung durch den Wasserstoffstrom bewirkt also die gleichzeitige Gegenwart von Aether, dass die Protoplasmaströmung schneller zum Stillstand kommt als bei normalen zum Vergleich ohne Aether beobachteten Objecten.

b) Einwirkung der Kohlensäure.

Bereits Kühne[1]) fand, dass die Kohlensäure auf normalströmende Objecte schädlicher wirkt als Wasserstoff. Dieser Ansicht schloss sich Demoor[2]) an und Pfeffer[3]) bestätigte die Richtigkeit dieser Auffassung. Lopriore[4]) fand, dass eine gewisse Anpassung an die Kohlensäure stattfinden kann. Seiner Untersuchung gemäss sistirt ein Gemisch von 80% Kohlensäure und 20% Sauerstoff die Strömung vorübergehend; wendet man dagegen allmählich Gemische an, welche immer mehr Kohlensäure und weniger Sauerstoff enthalten, so hält die Strömung unverändert an. Soweit bestätigt Samassa[5]) die Angaben Lopriores[4]). Dagegen widerspricht er entschieden der Ansicht Lopriore's, dass ein so der Kohlensäure angepasstes Protoplasma schliesslich auch in reiner Kohlensäure zu strömen fortfährt. Samassa machte wiederholt Versuche, bei denen der Sauerstoff äusserst allmählich entzogen wurde und erreichte es, dass die Strömung noch in einem Gemisch, welches bloss $^3/_4$% Sauerstoff enthielt, erhalten blieb. Sobald er dieses Gemisch aber mit reiner Kohlensäure vertauschte, war die Strömung längstens nach 7 Minuten sistirt. Nach den sonstigen Erfahrungen bei vollkommener Sauerstoffentziehung ist dies auch nicht anders zu erwarten. In anderer Beziehung sind jedoch die Versuche Lopriore's interessant, da sie beweisen, dass die Sistirung der Strömung in Kohlensäure nicht nur auf der Sauerstoffentziehung, sondern auf einer specifischen Giftwirkung der Kohlensäure beruht.

Zweck meiner Untersuchungen war festzustellen, ob Kohlensäure anders bei gleichzeitiger Gegenwart von Aether und zwar sowohl unverdünnt, wie auch im Gasgemisch wirkt. Die Kohlen-

---

1) Dr. W. Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig, 1864, p. 106—107.

2) Demoor, Contribution à l'étude de la Physiologie de la cellule. Separatabdruck aus: Archives de Biologie, 1894, Bd. 13, p. 72 etc.

3) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, 2. Aufl., I. Bd., p. 44.

4) Giuseppe Lopriore, Ueber die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, Bd. XXVIII, p. 575 und 621.

5) P. Samassa, Ueber die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zelltheilung von *Tradescantia*, sowie auf die Embryonalentwickelung von *Rana* und *Ascaris*. Separatabdruck aus den Verhandlungen des Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg N. F., VI. Band, 1. Heft.

säure wurde aus verdünnter Salzsäure und Marmor dargestellt und von Säure durch Einleiten in eine Lösung von doppeltkohlensaurem Natron gereinigt. Sodann gelangte sie in dieselbe Metallkammer, welche bei den Versuchen mit Wasserstoff verwendet worden war. Zwischen die Lösung von doppeltkohlensaurem Natron und die Metallkammer wurde bei den Versuchen mit ätherisirten Objecten wieder eine mit dem in Frage kommenden Aetherwasser gefüllte Flasche geschaltet, damit die Concentration des Aetherwassers, in welcher die Präparate lagen, nicht zurückging. Die Kohlensäure gelangte aus der Kammer in einen mit Wasser gefüllten Cylinder, um am Aufsteigen der Gasblasen die gleichmässige Kohlensäureentwickelung beobachten zu können. Als Präparate wurden wiederum Querschnitte aus Blättern von *Trianea bogotensis*, Längsschnitte aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis* und Blättchen und Längsschnitte aus Stengeln von *Elodea canadensis* verwendet und ätherisirt.

Auch wurden die Beobachtungen unter dem Mikroskop wieder nach Verdunkeln gemacht. Bei den in Wasser liegenden Objecten stand die Strömung in Kohlensäure schon nach 2—3 Minuten still, sie trat, wenn dieselben wieder der Luft ausgesetzt wurden, nach etwa $^1/_2$ Stunde ein. Bei den Versuchen mit normalen Objecten zeigte sich, sobald sie der Kohlensäure ausgesetzt wurden, zunächst eine Beschleunigung der vorher normalen Strömung; dieselbe wurde darauf wieder langsamer, bis sie schliesslich stehen blieb.

Bei den im Kohlensäurestrom beobachteten ätherisirten Objecten war nur bei Anwendung von $^1/_8$ % Aetherwasser noch eine vorübergehende Beschleunigung der Protoplasmaströmung durch die Kohlensäure zu bemerken. In den übrigen Concentrationen aber blieb diese anfängliche Beschleunigung aus. Bei Anwendung von $^1/_4$ % Aetherwasser ab fand das Erlöschen der Bewegung schneller als bei normalen Objecten in Kohlensäure statt; denn die Strömung kam umso eher zur Ruhe, je stärker das Aetherwasser war.

Um nach dem Stillstand wieder Bewegung zu erzielen, wurden die Objecte erst wieder $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde lang an der Luft in Wasser gelegt.

Es zeigte sich nach wiederholten Versuchen Stillstand der Strömung im Kohlensäurestrom:

in Wasser	nach	2 Minuten
in $^1/_8$ % Aetherwasser	„	2 „
„ $^1/_4$ „ „	„	$1^3/_4$ „

in $^1/_2$ % Aetherwasser nach $1\,^1/_2$ Minuten
„ 1 „ „ „ 1 „
„ 2 „ „ „ $^1/_2$ „
„ 4 „ „ sofort

Hieraus geht also hervor, dass bei ätherisirten Objecten die Kohlensäure schädlicher als bei normalen wirkt.

c) Einwirkung von Gemischen aus Kohlensäure und Sauerstoff.

Im Anschluss an die Untersuchungen Lopriore's[1]) über die Einwirkung von Kohlensäure bei Gegenwart von Sauerstoff auf die Protoplasmaströmung wurde ein Gemisch von 50 % Kohlensäure und 50 % Luft hergestellt, also mit einem Gehalte von 10 % Sauerstoff.

Es wurden Querschnitte aus Blättern von *Trianea bogotensis*, Längsschnitte aus dem Mittelparenchym der Blattbasis von *Vallisneria spiralis* und Blätter und Stengellängsschnitte von *Elodea canadensis* nach Verdunkeln beobachtet. Während anfangs eine Beschleunigung der Strömung wahrzunehmen war, wurde dieselbe alsbald sehr langsam, bis sie nach 8—10 Minuten zum Stillstand kam.

Derselbe Versuch wurde darauf mit den genannten Objecten bei gleichzeitiger Einwirkung von Aether gemacht.

Während in Wasser, $^1/_8$ und $^1/_4$ % Aetherwasser Stillstand der Protoplasmabewegung nach durchschnittlich 8—10 Minuten eintrat, konnte keine Strömung mehr beobachtet werden:

in $^1/_2$ % Aetherwasser nach 9 Minuten
„ 1 „ „ „ 7 „
„ 2 „ „ „ 3 „
„ 4 „ „ sofort.

Aetherisirte Objecte sind also empfindlicher gegen dieses Gemisch als normale.

Des weiteren wurde ein Gemisch von 79 % Kohlensäure und 21 % Sauerstoff dargestellt, also eine Luft, in welcher Stickstoff durch Kohlensäure vertreten ist, bei gewöhnlichem Sauerstoffgehalt.

Diesem Gemisch wurden normale Präparate und zwar Querschnitte aus den Blättern von *Trianea bogotensis* ausgesetzt. Es

1) Lopriore, l. c., p. 573.

zeigte sich hierbei anfangs ein transitorischer Reiz, welcher sich an abwechselnder Beschleunigung oder Verlangsamung der Strömung erkennen liess, bis nach 12 Minuten Stillstand eintrat. Brachte man diese Präparate darauf wieder an die Luft, so kehrte die Strömung nach einiger Zeit wieder zurück.

Hieraus geht also hervor, dass ein Gemisch aus 79 % Kohlensäure und 21 % Sauerstoff schon an und für sich schädigend auf sonst normale Objecte wirkt.

Auch gegen dieses Gemisch der Kohlensäure mit dem gewöhnlichen Sauerstoffgehalt der Luft zeigten die ätherisirten Objecte ein gleiches Verhalten, wie gegen das Gemisch mit 10 % Sauerstoff; denn wie aus nachfolgender Tabelle ersichtlich ist, beweisen sich auch hier die ätherisirten Objecte empfindlicher als normale.

Bei Einwirkung eines Gemisches aus 79 % Kohlensäure und 21 % Sauerstoff auf ätherisirte Objecte stand die Protoplasmaströmung still:

in	1/8 %	Aetherwasser	nach	7	Minuten
„	1/4 „	„	„	6	„
„	1/2 „	„	„	4	„
„	1 „	„	„	3	„
„	2 „	„	„	2	„
„	4 „	„		bald,	

sie	kehrte	an	der	Luft	zurück	nach	1/4	Minute
„	„	„	„	„	„	„	1/2	„
„	„	„	„	„	„	„	1	„
„	„	„	„	„	„	„	2	„
„	„	„	„	„	„	„	2 1/2	„
„	„	„	„	„	„	„	10	„

während sie bei normalen Objecten in Wasser nach 12 Minuten zum Stillstand kam und nach 8 Min. an der Luft wieder eintrat.

Schlussbetrachtungen.

Da alle Lebensfunctionen von den Aussenbedingungen abhängig und mit diesen veränderlich sind, so ist dies auch bei der Protoplasmaströmung der Fall. Je nach den Aussenbedingungen befindet sich daher die Pflanze in einem verschiedenen Zustand, oder, wie man auch sagen kann, in einer entsprechenden Stimmung.

Nach dem vorher Mitgetheilten wird durch die Einwirkung von Aether oder Chloroform, sowie durch die Entziehung der Kohlensäure aus der die Pflanze umgebenden Luft die Disposition der Pflanze gegen Beleuchtungswechsel modificirt oder man könnte auch sagen, dass im Licht bei Gegenwart von Aether oder Chloroform, desgleichen bei Kohlensäureentziehung die Pflanze anders reagirt, als wenn sich dieselbe in der Dunkelheit befindet.

Die Hauptresultate der vorliegenden Arbeit sind also kurz folgende:

1. Soweit Protoplasmaströmung überhaupt vorhanden ist, oder erst in Folge eines Wundreizes entsteht, bezw. deutlich sichtbar wird, wird sie durch anhaltende Verdunkelung im allgemeinen nur wenig beeinflusst.

2. Bei gleichzeitiger Einwirkung von Aether oder Chloroform wird diese Erscheinung in der Weise verändert, dass im Dunkeln ein Stillstand und durch nachheriges Belichten ein Wiedererwecken der Protoplasmaströmung stattfindet.

3. Die Protoplasmaströmung kommt bei dauernder Kohlensäureentziehung im Dunkeln zum Stillstand. Im Licht tritt jedoch die Bewegung wieder ein. Die Wirkung der Kohlensäure im Dunkeln lässt sich durch diejenige von nicht flüchtigen organischen wie anorganischen Säuren oder sauren Salzen ersetzen. Die Gegenwart von Säuren und speciell auch der Kohlensäure ist daher von grossem Einfluss auf die Reactionsfähigkeit des Protoplasmas gegen Licht und Dunkelheit.

4. a) Die Aetherwirkung auf die angewendeten Objecte, welche der Maximal- und Minimaltemperatur ihrer Protoplasmaströmung ausgesetzt waren, machte sich dadurch geltend, dass die Zeitdauer der Strömung gegenüber der von zum Vergleich ohne Aether beobachteten Objecten eine Verlängerung erfuhr.

b) Bei Gegenwart von Aether wird die Protoplasmaströmung gegen den Einfluss von plötzlichen Temperaturschwankungen unempfindlicher gemacht als dies normaler Weise der Fall ist. Die Wirkung dieser thermischen Reize auf die Protoplasmaströmung wird daher abgeschwächt.

5. An ätherisirten Objecten kommt die Protoplasmaströmung bei Sauerstoffentziehung schneller zum Stillstand als bei normalen.

6. Aetherisirte Objecte sind mit Bezug auf ihre Protoplasmaströmung gegen die Kohlensäure, desgleichen Gemische derselben mit Sauerstoff, empfindlicher als normale.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Laboratorium der Universität Leipzig ausgeführt. Dem Director dieses Institutes, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Hofrath Professor Dr. W. Pfeffer, unter dessen Leitung ich diese Arbeit ausgeführt habe, sei es mir an dieser Stelle erlaubt, meinen herzlichsten Dank für die Fülle von Anregung nnd Belehrung, welche er mir jederzeit bereitwilligst zu Theil werden liess, auszusprechen. Auch dem ersten Assistenten dieses Institutes, Herrn Dr. Klemm, danke ich für sein stets freundliches Entgegenkommen.

Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle.

Von

Robert Hegler[1]).

Mit Tafel V u. VI und 5 Textfiguren.

Die allgemeinste Eigenschaft der Organismen ist die Fähigkeit, ihre specifische Organisation auf Nachkommen zu vererben, und es ist leicht verständlich, dass die Physiologie schon frühzeitig nach einem materiellen Träger für diese Fundamentaleigenschaft suchte. Neben Herbert Spencer, Darwin u. a. hat besonders Nägeli in überaus scharfsinniger Weise dargethan, dass die Vererbung der Eigenschaften eines Organismus nicht an Körper von flüssigem, sondern nur an solche von festem Aggregatzustande geknüpft sein kann und dass die Thatsache der Vererbung nur verständlich wird, wenn man annimmt, dass diese in einer für jede Art bestimmten und besonderen Weise zu einer eigenthümlichen „Structur" verbunden seien. Damit war auch schon von Nägeli die dominirende Stellung der Vererbungsfähigkeit gegenüber anderen physiologischen

1) Diese Arbeit stellt eine Erweiterung und Umarbeitung der gleichbetitelten Habilitationsschrift des Verfassers dar. Insbesondere wurden die Resultate nach Erscheinen der Publication von A. Fischer auf das Sorgfältigste nachgeprüft, ohne dass der Verfasser zu anderen Ergebnissen gelangt ist. Nach einem auf der Naturforscher-Versammlung in Lübeck 1895 gehaltenen Vortrage durfte man eine frühere Veröffentlichung erwarten. Die wiederholte Durcharbeitung und ein schweres Nierenleiden, dessen Anfälle in den letzten Jahren in immer kürzeren Intervallen wiederkehrten und die Arbeitskraft des Verfassers lahm legten, sind für die Verzögerung der Drucklegung verantwortlich zu machen. Schon waren die einleitenden Schritte zur Veröffentlichung in einer Zeitschrift gethan, als die in ihrem Wesen leider zu spät erkannte Krankheit dem Leben des Verfassers und allen sich daran knüpfenden Erwartungen und Hoffnungen ein allzufrühes Ziel setzte. Auf Wunsch der Angehörigen übernahm es der Unterzeichnete, das völlig druckfertig hinterlassene Manuscript herauszugeben.

G. Karsten.

Fundamentaleigenschaften der belebten Materie, wie z. B. dem Vorgange des Wachsthums präcisirt, denn die Assimilation der leblosen Materie, die Einlagerung derselben zwischen die kleinsten Theilchen einer entwickelungsfähigen Keimzelle, ihr Aufbau zu vielgestaltigen Organen, wie Stamm, Blatt und Wurzel ist nur in der für die Art ganz bestimmten Weise möglich und diese ist schon von vornherein in der Constitution der entwickelungsfähigen Keimzelle gegeben.

Nägeli glaubte im Protoplasma den Träger dieser Structur gefunden zu haben und stellte, von dieser Anschauung ausgehend, seine Theorie des Idioplasmas auf. Die neuere Forschung, besonders die Forschungsergebnisse der letzten beiden Decennien, haben nun mehr und mehr zu der Anschauung hingeführt, dass der Protoplasmakörper vorwiegend das Organ für die vegetative Function der Zelle darstelle, dass als Organ für die reproductive Function, als Träger der potentiellen Eigenschaften der Kern der Zelle anzusehen sei. Diese Lehre wurde besonders von Strasburger und O. Hertwig auf Grund von eingehenden Studien über die bei der Befruchtung sich abspielenden Vorgänge formulirt und ausgebaut. So weit auseinandergehend nun auch im einzelnen die verschiedenen modernen Vererbungstheorien sind, so stimmen sie doch alle in diesem einen Punkte überein, dass der Zellkern den Träger der gesammten Erbmasse darstelle. Die Hauptgründe dafür, den Kern als Träger der erblichen Anlagen anzusprechen, sind in letzter Zeit eingehend und übersichtlich von Hertwig, Strasburger u. a. zusammengestellt worden, und ich will mich deshalb auf die Anführung eines Punktes beschränken, nämlich auf die Thatsache, dass bei vielzelligen Organismen die Erbmasse unter Wachsthum und Theilung auf die meisten Descendenten der Eizelle übergeht; es wird das bewiesen durch die besonders bei Pflanzen häufige Möglichkeit, aus beliebigen Theilstücken den Organismus zu regeneriren, sowie aus dem Umstande, dass ein aus einer befruchteten Eizelle hervorgegangener Organismus im Stande ist, wiederum befruchtungsfähige Eizellen und damit wieder Keimzellen zu bilden.

Es ist keine Frage, dass bei allen Zelltheilungen, welche von der ersten Theilung der Keimzelle in vielen Generationen schliesslich zur Bildung der Fortpflanzungszellen geführt haben, die Erbmasse erhalten blieb, d. h. unter Wachsthum und Theilung auf die jedesmaligen Tochterzellen übertragen wurde und dass die regene-

rationsfähigen Theilstücke einer Pflanze potentiell gleichartig mit einer befruchteten Eizelle sind. Wir müssen also schon a priori von dem Träger der Erbmasse eine gewisse Selbstständigkeit fordern und in der That sehen wir, dass innerhalb der Zelle gerade die Kerne, die ja auch gegen das Protoplasma durch eine eigene Membran abgegrenzt sind, eine ausserordentliche Selbstständigkeit besitzen[1]). Niemals entsteht ein Kern frei aus dem Protoplasma heraus, das wäre ja auch für einen Träger der Vererbungspotenzen ausgeschlossen, sondern stets sehen wir ihn sozusagen als Organismus sui generis im Organismus, als Glied in einer ganzen Ahnenreihe von Zellkernen von Seinesgleichen abstammen.

So verschieden und mannigfaltig nun auch die einzelnen Organe der Pflanzen und Thiere nach ihrem äusseren und inneren Bau sind, so gleichartig spielt sich bei der Theilung der Zelle der Vorgang ab, der zu ihrer Herstellung führt: der Kerntheilungsvorgang. Es ist eigentlich der einzige Vorgang, der trotz der äussersten Complicirtheit in seinem Verlaufe doch im Thier und in der Pflanze morphologisch und physiologisch völlig gleich sich abwickelt und die höchst charakteristischen Veränderungen, welche am Kern bei der Herstellung der Spindel, bei der Theilung der Chromosomen und ihrer polaren Auseinanderbewegung auftreten, sind direct als Mittel zu einer völlig gleichen Theilung der Erbmasse bezeichnet worden. So erblickt Roux in den Kerntheilungsfiguren die Mechanismen, welche es ermöglichen, einen Kern nicht bloss seiner Masse nach, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu theilen.

Neben den indirecten Kerntheilungsvorgang findet man in den Lehrbüchern der Botanik stets noch einen zweiten Modus der Kernvermehrung gestellt, die Fragmentation oder die einfache Durchschnürung des Kernes. Ich habe mir nun in einer besonderen Arbeit die Frage vorgelegt, ob eine Theilung und Uebertragung der Erbmasse in gleicher Weise bei jedem dieser beiden äusserlich so ausserordentlich verschiedenen Kerntheilungsvorgänge stattfinde.

Die Methode, mit der ich eine Lösung dieser Frage erstrebte, bestand in der Feststellung, welche Theile eines Organismus aus

1) So vollzieht sich nach Demoor's Untersuchungen die Theilung der Kerne ohne freien Sauerstoff, während die Plasmabewegung und das Wachsthum in der Wasserstoffatmosphäre momentan stille steht (Archives de Biologie T. XIII, Liége 1894).

einer Zelle mit fragmentativ resp. mitotisch getheiltem Kern regenerirt werden können. Ich will die in meiner Arbeit über das Verhältniss von Mitose und Fragmentation zum Regenerationsvermögen der Zelle gewonnenen Resultate hier nochmals kurz zusammenfassen, da sie für die Fragestellung in der vorliegenden Arbeit von Bedeutung sind.

Die Untersuchungen haben ergeben:

1. dass der Vorgang der fragmentativen Kerntheilung ein ausserordentlich verbreiteter ist,
2. dass fragmentative Theilung des Kerns nur unter gleichzeitigem Verlust der weiteren Entwickelungsfähigkeit der Zelle vor sich geht,
3. dass sämmtliche Beispiele, welche für fragmentative Theilung im Pflanzenreiche bekannt waren resp. neu beobachtet wurden, sich auf Dauerzellen oder -Organe mit abgeschlossener Entwickelung beziehen (Blüthenstiele von *Leontodon*, Orchideen, Internodien von *Chara*, *Nitella*, *Tradescantia*, Gramineen etc.) und dass demgemäss eine quantitative und qualitative Scheidung der Vererbungselemente nur durch einen so complicirten Vorgang wie die Mitose möglich ist,
4. dass Ursache und Bedeutung der Fragmentation wahrscheinlich in einer erhöhten Antheilnahme an den vegetativen Functionen der Zelle, besonders am Flächenwachsthum derselben, sowie in der Uebernahme specieller Functionen zu suchen sei.

Aus diesen Resultaten geht hervor, dass Mitose und Fragmentation zwei physiologisch völlig von einander verschiedene Vorgänge sind und dass es auch, wie man zum Theil auf zoologischer Seite glaubt, keinerlei allmählichen Uebergang von einem zum andern Theilungsmodus geben kann.

Die Annahme von Hertwig, Weissmann, Roux u. a. erfuhr also eine directe experimentelle Bestätigung; die Mitose ist somit der einzige Vorgang, durch welchen der Kern unter Erhaltung seiner potentiellen Eigenschaften getheilt wird, denn mit der Fragmentation desselben sehen wir stets und in allen Fällen ohne Ausnahme den Verlust der Regenerationsfähigkeit Hand in Hand gehen.

Wenn dies richtig ist, so ist die einfache Kernzerschnürung nur bei vielzelligen Organismen möglich, bei einzelligen dagegen ausgeschlossen; denn hier fällt ja Zelltheilung und Theilung des

Individuums zusammen. Dann ist aber auch eine weitere sich ganz von selbst ergebende logische Forderung, dass überall im Organismenreich der Theilungsvorgang der Erbmasse in gleich feiner und exacter Weise, mit anderen Worten, durch die Veränderungen und Evolutionen, welche der Zellkern in der Mitose ausführt, vor sich gehe; und dies hat zur Voraussetzung, dass stets und überall ein besonderer Zellkern ausgegliedert ist.

Man könnte dem entgegen halten, dass dasselbe Ziel, zu dessen Erreichung die Zelle des höher organisirten pflanzlichen oder thierischen Organismus einen complicirten Apparat nothwendig hat, beim niederstehenden durch viel einfachere Mittel erreicht werden könnte, und dass deshalb vielleicht eine Bakterienzelle keine Differenzirung in vegetative und reproductive Plasmaelemente nöthig habe. Allein das ist zweifellos ein Trugschluss. Wir brauchen uns bloss klar zu machen, dass, je kleiner ein Organismus ist und je einfacher in vielen Fällen dabei seine äussere Gliederung wird, desto feiner und complicirter seine innere Organisation werden muss; denn hier müssen sich ja alle Elemente der vegetativen, reproductiven und sensitiven Thätigkeit im Raume einiger Mikromillimeter zusammenfinden. Rein structurell steht eine Bakterienzelle unendlich viel höher als die allermeisten Zellen der sogenannten „höheren Pflanzen", sie ist keineswegs „einfacher" gebaut. Es wäre eine gedankenlose Uebertragung der mikroskopisch und makroskopisch direct sichtbaren Formgliederung auf Structurverhältnisse, die uns kein Mikroskop mehr zeigen kann, die wir nur verstandesmässig erschliessen können. Ist aber den grossen Zellen einer mit hoher Formgliederung begabten Pflanze oder eines Thieres die Zweitheilung der Erbmasse nicht durch eine einfache Querdurchschnürung des lebenden Inhaltes erreichbar, sondern nur möglich durch Ausgliederung ganz besonderer Mechanismen, dann kann diese Theilung noch viel weniger bei einer Bakterienzelle mathematisch genau — und dies ist ja logische Nothwendigkeit — durch einfaches Spalten in zwei Hälften erreicht werden. Wenn man in der Analyse 10 g irgend einer pulverförmigen Substanz in zwei Hälften theilen will, dann wird man das nicht so machen, dass man mit dem Messer den Haufen in zwei Theile theilt, auch die Wage wird nicht ganz zum Ziel führen, wohl aber wird uns die Lösung oder Vertheilung der Substanz auf ein grosses Volum und die Abmessung zweier Hälften desselben dem gewünschten Ziele am nächsten bringen. Deshalb wäre für eine den zehnten

Theil eines Millimeters messende Zelle eine Localisirung der Erbmasse und ein besonderer Mechanismus zu ihrer Theilung viel weniger nöthig, als für eine solche, die nur den tausendsten Theil eines Millimeters einnimmt, und deshalb ist auch sicher die Annahme unrichtig, dass hier ein besonders ausgegliederter Träger der Vererbungspotenzen weniger nöthig sei. Es giebt hier nur zwei Möglichkeiten, entweder es ist bei den Schizophyten sowohl ein solcher Träger, also ein Zellkern vorhanden, und derselbe theilt sich mitotisch, oder die Erbmasse ist auf den ganzen lebendigen Leib vertheilt; dann aber müssen wir in diesem einen Mechanismus finden — und er muss in diesem Fall ganz besonders hoch entwickelt sein —, welcher vor der Zweitheilung des Individuums eine absolut genaue Scheidung der vertheilten Erbmasse in zwei gleiche Theile vornimmt. Eine dritte Möglichkeit erscheint mir ausgeschlossen.

Dies waren die leitenden Gesichtspunkte, welche mich zu einer Untersuchung der Organisation der „kernlosen“ Pflanzen, der Schizophyten drängten; ich gebe zu, dass ich nicht unvoreingenommen an die Untersuchung herangetreten bin, sondern die Ueberzeugung hatte, dass sich entweder auch hier eine intracelluläre Arbeitstheilung, eine Scheidung in reproductive und vegetative Plasmabezirke also die Ausgliederung eines Zellkerns finden müsse, oder dass beim Fehlen einer solchen Differenzirung den modernen Vererbungstheorien, soweit sie auf der Localisirung der Erbmasse im Kern beruhen, nur beschränkte Gültigkeit zukommen könne.

Die Schizophyceen.

Der Nachweis von Zellkernen bei den Schizophyceen ist vielfach versucht worden und es sind die verschiedenartigsten körnigen Einschlüsse schon als Zellkerne angesprochen worden. Ebenso zahlreich sind aber auch andererseits die Arbeiten, in welchen das Vorkommen von Zellkernen, ja das Vorkommen einer weiteren Differenzirung des Protoplasts überhaupt verneint wird. Vergleichen wir die Anschauungen der meisten Lehrbücher in Bezug auf die Kernfrage der Cyanophyten mit dem, was wir über die Organisation der Zellkerne der höheren Pflanzen wissen, so finden wir beinahe durchgängig als Charakteristicum den völligen Mangel einer weiteren Differenzirung innerhalb der Zelle angeführt. Meist findet sich die

Gruppe der Schizophyten abseits der grossen Masse der übrigen Pflanzengruppen gestellt, scharf umschrieben durch die drei negativen Charaktere des Fehlens geformter Chromatophoren, des Mangels einer weiteren Differenzirung in Kern und Plasma, des Fehlens jeglicher Andeutung einer geschlechtlichen Fortpflanzung.

So sagt z. B. Schenck[1]) im Lehrbuch der Botanik: „Vor allem charakteristisch und von allen übrigen Algen abweichend ist die Differenzirung der Zellen der Spaltalgen. In dem von der Zellwand umschlossenen Plasma gelang es bis jetzt meist nicht, weder bestimmt geformte Chromatophoren noch als Zellkerne sicher zu deutende Gebilde nachzuweisen.“ Ebenso Giesenhagen[2]): „Der Zellinhalt ist wenig differenzirt, ein Zellkern von der bei allen übrigen Pflanzen typischen Gestalt und Ausbildung fehlt, ebenso besondere Farbstoffträger.“

Die angeführten Stellen beweisen, dass die Anschauungen derjenigen Forscher, welche eine Differenzirung in Kern und Plasma auf Grund ihrer Untersuchungen oder aus theoretischen Erwägungen annehmen zu müssen glaubten, sich nicht in der Wissenschaft einzubürgern vermocht haben.

Ueber die Organisation der Schizophyceenzelle besitzen wir schon eine ganze Literatur, im Verhältniss zu ihrem Umfang sind aber unsere sicheren Kenntnisse über den Aufbau dieser Organismen noch äusserst gering; und gerade durch Publicationen der neueren Zeit auf diesem Gebiet ist auch das Wenige, was wir über die körnigen Einschlüsse sicher wissen, gefährdet, denn es werden hier Dinge, für welche man ganz bestimmte Begriffe und Bezeichnungen aufgestellt hat, ohne weiteres wieder durcheinandergeworfen. Ich will daher zunächst einen historischen Ueberblick über die Kernfrage und über die Organisationsfrage bei den Cyanophyceen überhaupt geben, denn beide sind ja auf das innigste miteinander verknüpft.

I. Historisches und Kritisches.

Der Erste, welcher zu dem Forschungsergebniss, eine Differenzirung der Phycochromaceenzellen annehmen zu müssen gelangte,

1) H. Schenck, Lehrbuch der Botanik von Strasburger, Noll, Schenck, Schimper, 1894, p. 262.

2) K. Giesenhagen, Lehrbuch der Botanik, 1894, p. 241.

war Schmitz[1]), der von dem Wunsche geleitet, in dem Nachweis von Zellkernen bei den Thallophyten zu einem allgemein gültigen und gesicherten Resultat zu kommen, auch die Phycochromaceen in den Kreis seiner Untersuchungen hineingezogen hatte.

Schmitz untersuchte *Gloeocapsa polydermata* und fand die Zellen bald dicht vollgepfropft mit Schleimkugeln, bald waren diese wenig zahlreich oder fehlten vollständig. Im ersteren Falle blieb die Mitte stets frei von Schleimkugeln. „Diese körnchenfreie homogene Mitte der Zelle nahm, wie Färbung mittelst Hämatoxylin darthat, der Zellkern ein. Dieses Moment bietet nun ein Mittel dar, den Zellkern auch ohne Anwendung von Hämatoxylin aufzufinden, ein Mittel, das um so werthvoller ist, als die Färbung mittelst Hämatoxylin hier vielfach Schwierigkeiten darbietet und mir auch bei *Gloeocapsa* erst nach zahlreichen vergeblichen Versuchen geglückt ist.“ Aus dem Vorhandensein einer körnchenfreien hellen und ungefärbten Mitte schliesst Schmitz dann, ohne jedoch weitere Färbungsversuche anzustellen, auf das Vorkommen von Kernen bei *Anabaena flos aquae* sowie aus Abbildungen in Nägeli's „Einzelligen Algen“, in denen sich auch diese farblose Mitte findet, auf das Vorkommen von Kernen bei anderen Formen. Bei *Oscillaria princeps*[2]) gelang es Schmitz jedoch nicht, mit seinen Färbemethoden zu einem sicheren Resultat bezüglich des Vorkommens eines Zellkernes zu kommen.

Im folgenden Jahre hat Schmitz jedoch in einer zweiten Abhandlung[3]) die Deutung der geschilderten Resultate widerrufen. Er hält die von ihm bei *Gloeocapsa* als Kern bezeichneten Gebilde nur für „grössere Mikrosomen“. Den übereinstimmenden Bau einer grösseren Anzahl von Chroococcaceen, Oscillarien und Nostocaceen giebt er in folgenden Sätzen: „Der Protoplasmakörper dieser Zellen war fast ganz allgemein gänzlich vacuolenfrei und erschien nach dem Erhärten und Färben deutlich fein punktirt. In dieser feinpunktirten Grundmasse aber waren in sehr wechselnder Menge kleinere oder grössere Körnchen vertheilt, welche durch Färbungsmittel eine dunkle Farbe annahmen. Bisweilen waren dieser

---

1) Schmitz, Untersuchungen über den Zellkern der Thallophyten. Sep.-Abdr. aus Sitzungsbericht der Niederrheinisch. Gesellsch. für Natur und Heilkunde zu Bonn. Aug. 1879, p. 12 ff.

2) Schmitz, l. c., p. 13.

3) Schmitz, Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Ibid. Sitzung vom 13. Juli 1880, Sep.-Abdr. p. 40.

Körnchen nur wenige von sehr geringer Grösse vorhanden, in anderen Fällen fand sich neben mehreren kleineren Körnchen ein grösseres vor (der früher beschriebene angebliche Zellkern von *Gloeocapsa*)[1]), oder mehrere und selbst zahlreiche kleinere und grössere, bisweilen sehr dichte und stark glänzende Körner waren in der Zelle vertheilt. Häufig waren einzelne Körnchen sehr nahe an die Peripherie des Plasmakörpers herangerückt. Bei Oscillarien fand sich ferner sehr häufig der Fall, dass mehr oder minder zahlreiche derartige Körnchen an den Rändern der kurz scheibenförmigen Zellen oder über die ganze Ausdehnung der Endflächen derselben vertheilt waren, wie es ja vielfach in den Abbildungen der grösseren Oscillarien zu ersehen ist.

Alle diese Körnchen aber verhielten sich gegen Hämatoxylin ganz ähnlich wie die Chromatinkörner der Zellkerne oder die Mikrosomen des Protoplasmakörpers anderer Pflanzen. Dagegen waren sie niemals einem besonders abgegrenzten Theile des Protoplasmakörpers eingelagert, sondern in der ganzen Masse desselben in wechselnder Menge vertheilt. Nur zuweilen beobachtete ich bei Oscillarien, z. B. auch bei der früher untersuchten *Oscillaria princeps*, dass in einzelnen oder zahlreichen Individuen eine deutliche Differenzirung des Protoplasmakörpers eingetreten war, in der Weise, dass eine mehr oder minder breite Randzone des feinpunktirten scheibenförmigen Zellkörpers durch stärkeren Glanz und nach der Tinction geringere Färbung sich absetzte gegen den mittleren, stärker gefärbten Theil der Zelle, welcher die sämmtlichen dunkel gefärbten Körner enthielt." Er kommt dann zu dem Schluss: „Nach alledem vermag ich in den Zellen der Phycochromaceen einen besonders ausgegliederten Zellkern nicht aufzufinden" und „nach meinen bisherigen Beobachtungen muss ich deshalb die Zellen der Phycochromaceen (denen sich wohl auch die nächstverwandten Bakterien anschliessen dürften) für kernlos erklären."

Denselben Standpunkt vertritt Schmitz auch in einer weiteren Abhandlung[2]) „Die Schizophyten oder Spaltpflanzen" in den darauffolgenden Jahren.

---

1) Hier findet sich folgende Anmerkung: „Bei der Theilung der ganzen Zelle zeigten Theilungsstadien häufig dieses grössere Körnchen zur Gestalt eines längeren Stäbchens gedehnt, das zuweilen an den Enden deutlich verdickt war; ich hatte solche Figuren in meiner früheren Mittheilung als Theilungsstadien des Zellkernes gedeutet." Gesperrte Worte im Original ungesperrt!

2) Leopoldina XIX, No. 11—14, 1883.

Ich habe die Anschauungen von Schmitz hier in extenso wiedergegeben, weil ich später zeigen werde, dass Schmitz in der That seine ersten Beobachtungen richtig gedeutet hatte und dass er nur durch das Versagen seiner bei anderen Pflanzen so ausserordentlich exacte Resultate gebenden Färbemethode bei den Phycochromaceen sich späterhin dazu bewegen liess, das Vorkommen eines Zellkerns zu negiren. Besonders wichtig ist jedenfalls, dass Schmitz in seiner ersten Arbeit schon scharf eine körnerführende periphere Schicht und eine körnerfreie ungefärbte centrale Schicht auseinanderhält.

Die Arbeiten der folgenden Jahre beschäftigen sich vorzugsweise mit der Chromatophorenfrage. So erschien zwei Jahre nach der Abhandlung von Schmitz, in der er der Cyanophyceenzelle eine Differenzirung in Kern und Chromatophoren abgesprochen hatte, eine Arbeit von Zopf[1]), in welcher dieser eine Phycochromacee mit deutlich entwickeltem Chromatophor *Phragmonema sordidum* Zopf. beschreibt.

Von Schmitz[2]) wurde dieselbe Alge einer Untersuchung unterzogen und neben dem geformten Chromatophor noch ein Zellkern nachgewiesen. Ueber die Zugehörigkeit zu den Cyanophyceen ist Schmitz jedoch anderer Ansicht als Zopf, er stellt *Phragmonema* zu den Bangiaceen. Auch Borzi[3]) und Bornet und Flahault[4]) schliessen sich der Ansicht an, dass *Phragmonema* keine Cyanophycee sei.

Nicht besser als Zopf erging es mit dem Nachweis eines Chromatophors Tangl[5]), der eine Oscillariacee, *Plaxonema oscillaris* beschreibt, welche in einigen Zellen ein stäbchenförmiges scharf begrenztes Gebilde besass; der Nachweis eines Kernes gelang jedoch Tangl auch mit den besten Methoden nicht. Ein Blick auf die von Tangl beigegebenen Tafeln genügt, um festzustellen, dass es sich hier — wie schon Gommont[6]) ganz richtig

---

1) Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen, Leipzig 1882, p. 49 ff., Taf. VII, Fig. 14—20.

2) Schmitz, Chromatophoren der Algen I, Bonn 1882, p. 9, 173 f.

3) Borzi, Le communicazioni intracellulari delle Nostochinee *Malpighia*, 1886, p. 99, 100.

4) Bornet und Flahault, Revision des Nostocacées. Ann. d. Sc. n. Bot. 1886, 7. Sér., T. 3, p. 326.

5) Tangl, Zur Morphologie der Cyanophyceen. Math. Naturw. Classe der k. k. Acad. d. Wiss. zu Wien, Bd. XLVIII, 1884, II, p. 1—14.

6) Gommont, Note sur une mém. de M. Tangl. Bull. Soc. Bot. de France, XXXI, p. 244.

deutet — um ein Krystalloid handelt, und heute, wo wir in der werthvollen Arbeit von Molisch[1]) den Nachweis besitzen, dass der blaugrüne Farbstoff der Cyanophyten ein krystallisirbarer Eiweissstoff ist, können wir solche „Chromatophoren“ künstlich auskrystallisiren lassen.

In einer kurzen Notiz beschreibt dann ferner Lagerheim[2]) Chromatophoren bei *Glaucocystis Nostochinearum* Itzigs., die jedoch von Borzi ebenfalls für keine Cyanophycee gehalten wird. Endlich finden sich noch distincte Chromatophoren und Kerne nach Hansgirg[3]) bei *Chroodactylon Wolleanum* Hansgirg, doch ist auch diese Alge nach Ansicht von Borzi sowie von Bornet und Flahault, also der ersten Autoritäten auf dem Gebiete der Phycochromaceen, systematisch von den Cyanophyceen auszuschliessen.

Dagegen sollen nach Wille[4]) bei einer zweifellosen Cyanophyceenspecies, nämlich bei *Tolypothrix lanata* Kütz. Zellkerne vorkommen. Nach Behandlung mit verdünnter Essigsäure konnte er ihn in den körnchenfreien Zellen direct sehen. Bei Färbung mit Hämatoxylinlösung war der Nucleolus intensiv, der Nucleus schwach blau. Auch ein deutliches Theilungsstadium glaubte Wille beobachtet zu haben; in der sich theilenden Zelle konnte man zwei unmittelbar aneinander liegende Zellkerne beide mit Nucleolus sehen. Leider hat Wille seiner kurzen Notiz keine Zeichnung beigefügt und so ist es schwer zu entscheiden, ob er wirklich Zellkerne und Theilungsstadien derselben gesehen hat. Bornet und Flahault[5]) konnten übrigens bei derselben Species keine Kerne auffinden. Jedenfalls war Wille ausdrücklich weit davon entfernt, seinen Befund für die übrigen Cyanophyceen verallgemeinern zu wollen, denn er sagt, dass man die Anwesenheit der Zellkerne bei den übrigen Phycochromaceen nicht unbedingt annehmen dürfe, sondern dass es sehr wohl denkbar sei, dass nur bei den höheren Formen eine derartige Differenzirung durchgeführt sei.

---

1) Molisch, Botan. Ztg. 1895, I. p 131.

2) Lagerheim, Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. II, p. 302.

3) Hansgirg, Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. III, p. 14, Taf. III. Es ist jedoch von den Chromatophoren sowie von dem von Hansgirg geschilderten „nucleo laterali excentrico minus distincto“ in den Hansgirg'schen Abbildungen 1—8 nichts zu sehen, die deshalb nicht mit Fig. 9—10 übereinstimmen können.

4) Wille, Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. I, p. 243 ff.

5) l. c, p. 326.

Ein weiterer positiver Befund soll sich bei Reinhardt[1]) finden, der bei *Oscillaria major* (?) nach Fixiren mit Pikrinsäure und Färbung mit Hämatoxylin sehr grosse körnige Kerne sehen konnte, wobei er die grösseren Körner für Nucleoli hielt; jedoch gelang es ihm nicht, in allen Zellen einen solchen Kern aufzufinden.

In die bezüglich der chemischen Natur der Zelleinschlüsse etwas unklaren Vorstellungen seiner Vorgänger hat dann Zacharias[2]) in einer umfassenden Arbeit über den Zellkern, wobei er auch *Tolypothrix*, Oscillarien u. a. untersuchte, insofern einigermassen Ordnung gebracht, als es ihm gelang, festzustellen, dass nucleïnhaltige (Chromatin-) Körner in unregelmässiger Vertheilung im Cytoplasma nicht vorkommen, sondern dass Substanzen, welche die Reaction des Kern-Nucleïn zeigen, nur im Centrum, nicht aber in der Peripherie der Zelle nachweisbar sind. Am schärfsten traten diese hervor bei Behandlung der frischen Fäden mit Magensaft, Extraction mit Alkohol-Aether und Behandlung mit 0,3 % Salzsäure. Die Körper erschienen dann in lebhaftem „Nucleïnglanz", der nach Zusatz von 10 % NaCl unter Quellung wie bei ächtem Kernnucleïn verschwindet. Jedoch unterscheiden sich die beiden Substanzen insofern etwas von einander, als selbst nach mehrtägiger Kochsalzeinwirkung der Nucleïnkörper der Cyanophyten nicht vollständig verschwindet. In Salzsäure (4 Vol. auf 3 Vol. H_2O) verquollen die Nucleïnkörper sofort; er bezeichnet dieselben als „Centralsubstanz". Auf Grund des Vorkommens dieser Nucleïnähnlichen Substanz glaubte Zacharias den Phycochromaceen Zellkerne zuschreiben zu müssen. Er hat jedoch, wie wir sehen werden, auf Grund einer späteren Arbeit über die Abhängigkeit des Vorkommens von Centralsubstanz von äusseren Kulturbedingungen seine Anschauungen gerade in dem Punkte der Kernfrage sehr bedeutend modificirt.

In demselben Jahre wie die Arbeit von Zacharias erschien eine kurze Notiz von Scott[3]). In Gemeinschaft mit Miss H. Klaassen

1) Reinhardt, Algolog. Untersuch. I. Material zur Morph. und System. der Algen des schwarzen Meeres. Odessa 1885 (Russisch). (Die Arbeit habe ich weder auf der hiesigen noch der Kieler Universitäts-Bibliothek, noch auf der Königl. Bibliothek zu Berlin erhalten können.)

2) Zacharias, Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen. Botan. Ztg. 1887, p. 300 ff., p. 352 ff.

3) Scott, On nuclei in *Oscillaria* and *Tolypothrix*. Journal of the Linnean Society, Botany, T. 24, 1888. Sitzung vom 16. Juni 1887.

behandelte Scott Fäden von *Oscillaria* und *Tolypothrix* nach zwei übrigens nicht genau angegebenen Methoden. Die eine derselben bestand in der Behandlung der Fäden mit „methylated ether“ für 5 Minuten[1]), Einbringen in Kleinenberg's Hämatoxylin auf 4 Min. und darauffolgendem Uebertragen in Canadabalsam. Die andere Methode bestand in zweistündigem Färben der Fäden in Pikrinnigrosin, hierauf folgendem Eintauchen in gesättigte Chloralhydratlösung auf 2 Minuten und sofortigem Uebertragen und Beobachten in Glycerin. In der Mitte jeder Zelle trat nach Scott dann ein runder Körper von faseriger Structur hervor, vergleichbar dem „Knäuelstadium“ gewöhnlicher Kerne, wie z. B. eben vor der Theilung stehender Kerne in Pollenmutterzellen. In einem speciellen glücklichen Falle glaubte Scott „Anzeichen einer farblosen Streifung, die den Gedanken an achromatische Fasern nahe legten“, gesehen zu haben[2]).

Ob Scott seine Bilder richtig interpretirt hat, will ich zunächst dahingestellt sein lassen, ich komme auf die Arbeit auch noch zu sprechen; jedenfalls war sein Beobachtungsmaterial viel zu gering, um so weitgehende Schlüsse zuzulassen; besonders betrifft dies das Vorkommen von achromatischen Fasern, denn das, was Scott hiervon abbildet, hat sicher mit dem Spindelstadium der indirecten Theilung nichts zu thun.

In einer Arbeit über „Kern- und Sporenbildung in Bakterien“ zeigt im folgenden Jahre Ernst[3]), dass in Bakterien gewisse Körperchen vorkommen, welche sich bei der Behandlung mit warmer Methylenblaulösung und Bismarckbraun schwarzblau färben. Er bezeichnet dieselben als „sporogene Körner“, da sie ihm in gewisser Beziehung zur Sporenbildung zu stehen schienen und schreibt ihnen die Natur von Zellkernen zu. Dieser seiner Anschauung steht allerdings entgegen, dass er gerade in lebhaft wachsenden und sich vermehrenden Kulturen stets Kerne vermisste und sie nur bei gewissen Kulturbedingungen, nämlich bei „kümmerlichem Wachsthum und Sporenbildung“ nachweisen konnte. Er spricht deshalb auch im Titel der Arbeit von einer „Kernbildung“,

1) Da Methyläther ein Gas ist, das erst bei — 23,65° in flüssigen Aggregatzustand übergeht, so wird das in England im Grossen dargestellte Alkoholicum gemeint sein.

2) „indications of colourless striae, suggesting the idea of »achromatic fibres«“.

3) P. Ernst, Ueber Kern- und Sporenbildung bei Bakterien. Heidelberger Habilitationsschrift. Sep.-Abdr. aus Zeitschr. f. Hygiene, Bd. V.

ohne jedoch eine klare Meinung darüber zu äussern, wie er sich einen solchen Vorgang eigentlich denkt. Bei Gelegenheit dieser Untersuchung wurde er von Bütschli auch auf die Cyanophyceen hingewiesen und hat auch bei einer *Oscillaria* einige Versuche mit seiner Farbmischung ausgeführt, über die er folgendermassen berichtet[1]): „Jedes eingeschaltete Kästchen (des Oscillarienfadens), das einer Zelle entspricht, trägt im Innern eine Anzahl schwarzer runder Körner eingebettet, die sich in allem der Reaction gegenüber so verhalten, wie unsere Bakterienkerne. Die Präparate mögen noch so lange in der Bismarckbraunlösung verweilen, niemals verblassen die schwarzen Körner. In der Regel liegen ein bis zwei grössere Tropfen in der Mitte, um die sich die andern ordnungslos gruppiren, immerhin so, dass die feinsten Pünktchen peripherisch liegen. Wenn man also jedes Kästchen als eine Zelle auffasst, wie es die Botaniker thun, so wäre der Kern ein Conglomerat von runden Tropfen einer chromatinähnlichen Substanz. Das Hämatoxylin nehmen diese Körner mit derselben Bereitwilligkeit auf, wie alle bisher geschilderten analogen Dinge der Bakterien.“ Bei consequenter Uebertragung seiner Resultate bei den Bakterien hätte Ernst freilich die Vielkernigkeit der Oscillarienzelle proclamiren müssen, denn eine das „Conglomerat der Tropfen“ einschliessende Hülle hat Ernst nicht gesehen. Ebensowenig wurden Theilungsstadien beobachtet.

Zu einer klaren Anschauung von den morphologischen Verhältnissen der Schizophytenzelle konnte Ernst freilich bei seiner geringen Kenntniss der niederen Pflanzenformen und der Organisation ihrer Zellen sowie der botanischen Literatur über beides nicht gelangen[2]).

Ein weiterer Fortschritt in der Organisationsfrage der Cyanophyceen lässt sich erst wieder durch eine Arbeit von Zacharias[3]) constatiren.

Zunächst stellt er fest, dass bei sämmtlichen von ihm untersuchten Cyanophyceen *(Oscillaria, Nostoc, Tolypothrix, Cylindrospermum* und *Scytonema)* nur der periphere Theil der Zelle gefärbt erschien, der centrale Theil dagegen stets farblos war. Die Vertheilung des Farbstoffes erschien ihm eine diffuse; Chromatophoren

1) l. c., p. 479.

2) Vergl. auch das Referat von Zacharias über Ernst's Arbeit. Botan. Ztg. 1889, p. 315.

3) E. Zacharias, Ueber die Zellen der Cyanophyceen. Botan. Ztg. 1890, p. 1 ff.

konnte er nicht feststellen, doch lässt er die Möglichkeit gelten, dass vielleicht eine sehr schmale ungefärbte Plasmahülle die gefärbten Theile umgeben könnte. In dem farblosen centralen Theil konnte er in günstigen Fällen mehrfach gerüstartige oder granulirte Bildungen erkennen, desgleichen ein oder zwei Körper, welche das Aussehen der Nucleolen besassen, jedoch nicht regelmässig in den Zellen eines Fadens vorkamen. Bei *Oscillaria* hat die den Centralraum erfüllende Substanz bald ein mehr gerüstartiges, bald ein fein granulirtes Aussehen, oder erscheint zuweilen auch in undeutlich klumpigen Massen. Diese klumpigen Gerüste treten besonders nach Einwirkung einer angesäuerten Blutlaugensalzlösung (1 Vol. 1 : 10 + 1 Vol. conc. Essigsäure + 1 Vol. Wasser) deutlich hervor. Von sonstigen Zellinhaltsstoffen fehlten Gerbstoffe; weder durch Kaliumbichromat noch durch Eisenchlorid in ätherisch alkoholischer Lösung konnte eine Reaction erhalten werden *(Tolypothrix, Oscillaria)*. Dagegen wies Zacharias nach, dass bei der Behandlung lebender Zellen mit 1 % Osmiumsäure zahlreiche geschwärzte Tröpfchen im peripheren Zellinhalt auftreten; farblose, den geschwärzten wahrscheinlich entsprechende waren in lebenden Zellen nur im peripheren Plasma und verschwanden auf Alkoholzusatz. Eine Identificirung wurde von Zacharias nicht versucht; doch scheint er die Tröpfchen für fettes Oel gehalten zu haben.

Millon's Reagens gab bei der Einwirkung auf den Zellinhalt zweifelhafte Resultate, der Centraltheil war meist schwach rosa gefärbt. Mit Hülfe seiner schon oben geschilderten mikrochemischen Methode gelangte er zu dem Resultat, dass das periphere Protoplasma der Cyanophyceen wesentlich mit dem Protoplasma höherer Pflanzen übereinstimme, und seiner Hauptsache nach aus Plastin bestehe, einer Substanz, die in Magensaft unlöslich, nach dieser Behandlung in verdünnter Salzsäure und Sodalösung quellbar, in conc. Salzsäure und 10 % Kochsalzlösung nicht quellbar ist. Der Centraltheil ist nach Zacharias zum Theil im Magensaft löslich, im Verdauungsrückstand findet sich eine in ihren Reactionen an das Kernnucleïn anschliessende Substanz, die auf Zusatz verd. HCl (0,3 %) scharf umschrieben und glänzend hervortritt, in conc. Säure und Sodalösung verschwindet und in 10 % NaCl quillt. Neben dieser nicht überall nachweisbaren Substanz fand sich im Verdauungsrückstand des Centraltheils noch ein zweiter in seinen Reactionen dem Plastin des peripheren Plasmas nahestehender, jedoch nicht mit demselben übereinstimmender Körper, der nach

Einwirkung verd. Salzsäure in Gestalt blasser gequollener Gerüste erscheint. Der Nucleolus ist zum grössten Theil in Magensaft unlöslich, der Rest quillt in verd. HCl und tritt in 10 % NaCl deutlicher hervor. Mit Bezug auf die Tinctionsfähigkeit des Centraltheils stellte Zacharias fest, dass derselbe in seiner Gesammtheit mit Essigcarmin nach verschiedenartiger Vorbehandlung sich stärker als das periphere Plasma färben lässt.

Eines der Hauptverdienste der Zacharias'schen Arbeit besteht in der genaueren Untersuchung der von Borzi[1]) als „*Cianoficina*“ bezeichneten, von den Systematikern vielfach beobachteten und z. Th. als systematisches Merkmal verwertheten, körnigen Einschlüsse des peripheren Plasmas. Zacharias bezeichnet dieselben schlechtweg als „Körner“.

Wie wir gesehen, hatte schon Schmitz körnige Einschlüsse beobachtet und als „Schleimkugeln“ bezeichnet; auch Borzi neigte zu der Ansicht, dass es sich um eine gelatinöse oder gallertähnliche Substanz, ähnlich der die Fäden umhüllenden Gallerthülle handle. Bezüglich der Reactionen dieser Körner und der Identificirung derselben bestehen aber zwischen Zacharias und seinen Vorgängern wesentliche Unterschiede.

Nach Borzi sind die Eigenschaften und Reactionen folgende: Die Substanz der Körner ist homogen, nicht geschichtet; in H_2SO_4, HCl, HNO_3 quellen die Körner auf und verschwinden. Ebenso quellen sie in KOH. Millon's Reagens giebt keine Färbung, dagegen färben sie sich schwach bläulich mit Jodlösung[2]) oder Chlorzinkjod.

Anderer Meinung als Borzi bezüglich der Natur der Körner war Hansgirg[3]). Dieselben sind nach ihm „in conc. H_2SO_4 und in etwa 10 % KOH-Lauge löslich; werden durch Jod und Hämatoxylin nicht wie das sie umgebende Plasma gefärbt und scheinen auch in ihrem sonstigen Verhalten mit den Paramylum-Körnern übereinzustimmen.

Der Identität mit Paramylum sowohl wie mit einer gallertähnlichen Substanz vermag Zacharias nicht beizustimmen. Chlor-

1) Borzi, l. c., p. 83.

2) Borzi, Note alla morphologia e biologia delle alghi ficocromacee. Estratto dal Nuovo Giornale Botanico Italiano, Vol. X. p. 253 u. 54 findet sich die Bemerkung, dass bei der Sporenbildung von *Nostoc* im Zellinhalt Körner auftreten, welche die Stärkereaction zeigen.

3) Hansgirg, l. c., p. 9.

zinkjod bewirkt Quellung, färbt aber nicht; ebensowenig konnte er Blaufärbung mit Jodglycerin oder Jod und verd. H_2SO_4 (1 : 100) beobachten; in letzterem Reagens färbten die Körner sich braun. Eine intensive Färbung war dagegen zu erzielen bei Einwirkung von Essigcarmin auf lebende Fäden oder von Alauncarmin oder Delafield'schem Hämatoxylin auf Alkoholmaterial. In Alkohol, Aether oder heissem Wasser wurden die Körner nicht verändert, in 0,3 % HCl verquollen sie rasch und verschwanden, ebenso in verd. H_2SO_4 (2 : 3) oder 5 % KOH-Lauge. In der schon erwähnten angesäuerten Blutlaugensalzlösung traten sie scharf hervor und zeigten eine vacuolige Structur. Zacharias kommt schliesslich zu dem Schluss, dass man es wohl mit einem Kohlehydrat zu thun habe, dass es indessen nicht möglich sei, dasselbe mit einem derzeit bekannten zu identificiren.

Im Verlaufe seiner Untersuchung berührt Zacharias auch die Zelltheilungsfrage der Cyanophyceen und stellt hier fest, dass die neue Zellhaut zunächst als Ringleiste an der Mutterzellwand auftritt und central weiterwachsend schliesslich den Zellinhalt „sammt Centraltheil durchschnürt“. Hierbei sagt er ausdrücklich, dass im Centraltheil Kerntheilungsfiguren nicht aufgefunden werden konnten [1]). Ebenso sagt er an anderer Stelle [2]) mit Bezug auf die Essigcarminpräparate von *Tolypothrix*: „eine Kerntheilungsfigur war nicht zu erkennen.“ So ist es auch natürlich, dass er sich gegen die Auslegung wendet, die Scott bei seinen Präparaten versuchte, und zwar glaubt er, dass sich die Formen, wie Scott sie abbildet, weder „in morphologischer noch chemischer Hinsicht den Stadien der indirecten Kerntheilung, wie sie für andere Organismen bekannt geworden sind, an die Seite stellen lassen“.

Bestimmend waren für Zacharias bei dieser Beurtheilung zwei Punkte, einmal die von ihm gefundene Thatsache, dass die nucleïnartige „Centralsubstanz“ unter bestimmten Kulturbedingungen verschiedentlich eine Abnahme bis zu völligem Schwinden erfuhr, allerdings ohne dass es ihm — wie er selbst zugiebt — gelang, das Vorkommen oder Verschwinden in klare Beziehungen zu diesen Kulturbedingungen zu setzen; und sodann, dass die Centralsubstanz gerade in solchen Zellen, die sich im Theilungszustand befanden, mit 0,3 % HCl nicht nachweisbar war.

1) Zacharias, l. c., p. 56.
2) ibid., p. 57.

Zacharias, der, wie wir oben gesehen, in seiner ersten Arbeit für die Zellkernnatur des Centralkörpers eingetreten war, liess sich durch die zuletzt angeführte Thatsache zu einer wesentlich veränderten Auffassung zwingen, er lässt in seiner späteren Arbeit die Zellkernfrage offen, ja er neigt sich mehr der Ansicht zu, dass zwischen der Centralsubstanz und dem Kernnucleïn so weitgehende Differenzen bestehen, dass eine Homologisirung beider Substanzen nicht gerechtfertigt erscheine.

Zu einem entgegengesetzten Resultat, zu der Annahme der Zellkernnatur der Centralsubstanz kommt Bütschli[1]) in einer in demselben Jahr veröffentlichten Untersuchung. Das hauptsächlichste Material zu derselben lieferten verschiedene Schizomyceten, so *Chromatium Okenii* und *Ophidomonas Jenensis*, ferner verschiedene Bakterien und Spirillen aus Sumpfwasser, sowie *Cladothrix* und *Beggiatoa;* er zog aber auch Oscillariaceen und eine Nostocacee zur Untersuchung heran. Bezüglich der Organisationsverhältnisse findet er keine Unterschiede zwischen den einzelnen Formen.

Alle Arten stimmten nach Bütschli darin überein, dass sie aussen von einer distincten Membran, welche von ihm für ein Plasmagebilde gehalten wird, begrenzt sind. Sodann folgt nach innen eine bei den einzelnen Species verschiedene Plasmaschicht, die „Rindenschicht", welche eine wabige oder netzige Structur aufweist. Diese umgiebt allseitig den Centraltheil, auch dieser besitzt nach Bütschli, wie Hämatoxylinpräparate zeigten, eine schön netzige oder vielmehr wabige Structur. Vorkommen von nucleolenartigen Gebilden scheint Bütschli nicht beobachtet zu haben. Dagegen fand er an mit Hämatoxylin gefärbten Alkohol- oder an Trockenpräparaten mehr oder weniger zahlreiche Körnchen, welche sich durch ihre rothe Farbe scharf von dem blaugefärbten Gerüst des Centralkörpers abhoben. Nach Bütschli gelingt ihre Rothfärbung nur bei schwacher Hämatoxylintinction und nur nach Tödtung durch Alkohol oder Antrocknung, nicht aber nach Fixage mit Pikrinschwefelsäure, Osmiumsäure, Chromosmiumessigsäure oder Sublimat.

Die rothen Körnchen färben sich ferner mit essigsaurem Methylgrün intensiv und deutlich different auch mit alkalischem Methylenblau und zwar auch hier deutlich roth im Gegensatz zum blauen

1) Bütschli, Ueber den Bau der Bacterien und verwandter Organismen. Vortrag, Leipzig 1890. C. F. Winter.

Gerüstwerk. Niemals aber gelang es weder bei Oscillarien noch bei *Chromatium* oder *Ophidomonas* nach der Verdauung mit Magensaft ein einziges rothes Körnchen mit der Hämatoxylinfärbung sichtbar zu machen [1]).

Was nun die Lage der „rothen Körnchen" anlangt, so sagt Bütschli, dass dieselben im Centralkörper und zwar besonders reichlich an seiner Oberfläche auftreten; doch ist das Vorkommen kein constantes, sie sollen ebenso auch im Innern des Centralkörpers in den Knotenpunkten des Wabengerüstes, andererseits aber auch häufig in der Rindenschicht zu finden sein [2]). Bütschli hebt ausdrücklich hervor, dass seine „rothen Körnchen" nicht identisch mit den Cyanophycinkörnern seien [3]), giebt aber an, dass er sich bezüglich der Tinctionsfähigkeit dieser Cyanophycin-Körner mit Zacharias insofern in einem Widerspruch befinde, als ihm eine Färbung derselben mit Hämatoxylin niemals gelungen sei. Ich werde auf die zwischen Bütschli und Zacharias bezüglich der Färbbarkeit der Cyanophycinkörner bestehenden Meinungsverschiedenheiten noch zurückkommen, möchte aber gleich hier hervorheben, dass Bütschli hier nur bedingt Recht hat, insofern sich die Cyanophycinkörner — allerdings nur unter bestimmten Verhältnissen — mit Delafield'schem Hämatoxylin schön blau tingiren lassen. Andererseits sind aber die „rothen Körner" Bütschli's in der That etwas anderes als die Cyanophycinkörner; in diesem Punkte hat Bütschli zweifellos Recht.

Es ist selbstverständlich, dass Bütschli bei der Deutung seiner an Cyanophyceen gewonnenen Resultate auch die Kernfrage ventilirt und er nimmt hier — zunächst wenigstens — den sehr richtigen Standpunkt ein, die morphologischen und nicht die mikrochemischen Gesichtspunkte, in den Vordergrund zu stellen. So bildet auch die von Zacharias gefundene, gelegentliche Abnahme des Nucleïns für ihn keinen Grund, dem Centralkörper die Zellkernnatur abzuerkennen und er glaubt, dass in der Durchschnürung des Centralkörpers ein ähnlicher Vorgang, wie er in der Fragmen-

1) Doch lässt Bütschli es dahingestellt, ob hier wirklich eine Verdauung oder nur eine Verhinderung der leicht zu alterirenden Sonderreaction mit Hämatoxylin vorliege.

2) cf. l. c., p. 12, 13, 14, ferner p. 16, 19, 31.

3) Bütschli scheint diese erst nach Abschluss seiner Untersuchung durch die Arbeit von Zacharias kennen gelernt zu haben; wenigstens erwähnt er dieselben nur an zwei Stellen mit ein paar Zeilen (p. 17 u. 19).

tation[1]) vorliegt, gegeben sei und dass das Vorkommen desselben in der Einzahl sowie seine Theilungsfähigkeit gewichtige Wahrscheinlichkeitsgründe für seine Anschauung darstellen.

Naturgemäss versuchte ein so gründlicher Forscher wie Bütschli Näheres über die Verbreitung der „rothen Körnchen" im Organismen-Reiche festzustellen und es gelang ihm ihr Nachweis in Diatomeen und Flagellaten (*Euglena* u. a.) und später auch in Blutkörperchen vom Frosch[2]) und in Epidermiszellen von Phanerogamen sowie in Fadenalgen und Pilzmycel, dagegen nicht in *Spirogyra* und in ciliaten Infusorien; andererseits fand er sie aber auch bei *Euglena* durchaus nicht in allen Kernen und ebenso fanden sich die „rothen Körner" bei den genannten Organismen mehrfach im Körperplasma zerstreut und schienen mit dem Kern nicht in näherer Beziehung zu stehen[3]).

In der Beurtheilung seiner „rothen Körnchen" kommt Bütschli nun zu eigenartigen Anschauungen; er identificirt dieselben nämlich mit den „Chromatinkörnern" bei Zellkernen. Auf p. 36 sagt Bütschli: „Die rothen Körnchen jener thierischen und pflanzlichen Zellkerne sind nun nichts anderes, als die in neuerer Zeit Chromatinkörnchen genannte Substanz; das blaue Gerüst ist das sog. Linin von Schwarz. Diese Ergebnisse sichern daher die Deutung des Centralkörpers der Schizophyten als Zellkern auf das Erwünschteste. In Uebereinstimmung mit Zacharias finde ich, dass die durch die charakteristische Farbenreaction ausgezeichneten Chromatin-

---

1) Bei *Chromatium Okenii* fand Bütschli auch Exemplare, deren Centralkörper bei der Theilung deutlich längsfaserig structurirt war, konnte sich dagegen bei anderen ebenso sicher davon überzeugen, dass die gewöhnliche Wabenstructur nicht verändert war (l. c., p. 15), ebenso lassen seine Zeichnungen von Theilungsstadien die ausserordentlich regelmässigen Waben erkennen. Zacharias hebt demgegenüber in der Besprechung der Bütschli'schen Arbeit (Botan. Ztg. 1890, p. 465) hervor, „dass die Theilung des Centralkörpers unter gleichzeitiger Zelltheilung auf amitotischem Wege stattfindet".

2) Bütschli, Nachschrift p. 36.

3) l. c., p. 31: „Was jedoch recht seltsam erschien und die Deutung des Centralkörpers der Schizophyten als Kern zweifelhaft machen konnte, war, dass die rothen Körner bei allen diesen Organismen im Körperplasma zerstreut waren und mit dem Kern nicht in näherer Beziehung zu stehen schienen. In Farbe, Grösse und sonstiger Beschaffenheit stimmen sie mit denen der Schizophyten so vollkommen überein, dass nicht der geringste Zweifel an der Identität aller dieser Gebilde bestehen kann. Die Menge der rothen Körnchen im Plasma der Diatomeen und Flagellaten ist häufig recht gross, häufig auch nur spärlich." Und an anderer Stelle (p. 32): „. . . Immerhin fällt es sehr auf, wie massenhaft sie hier z. Th. durch das ganze Plasma zerstreut sind."

körner pflanzlicher wie thierischer Kerne von künstlichem Magensaft nicht gelöst werden und sich nach der Verdauung so deutlich wie zuvor färben." Es ist zweifellos, dass Bütschli in dem letzten Satz sich im Widerspruch mit seiner Angabe auf p. 29 befindet, wonach die „rothen Körnchen" nach der Verdauung durch Färbung mit Hämatoxylin nicht mehr nachweisbar sind.

Wenn wir dies alles zusammenfassen, so bleiben drei Möglichkeiten: entweder, die Rothfärbung mit Hämatoxylin ist keine charakteristische Reaction für die Chromatinsubstanz des Kerns, oder es finden sich Chromatinkörner auch ausserhalb derselben im Zellplasma; dann kann aber aus dem Vorkommen von solchen sich roth tingirenden Körnern in einem Plasmagebilde der Zelle nicht auf die Kernnatur desselben rückgeschlossen werden; oder endlich Chromatin und die Substanz der rothen Körner bei Schizophyten sind nicht identisch und die Rothfärbung mit Hämatoxylin wird bei diesen überhaupt nicht durch Chromatinsubstanz, sondern durch andere Stoffe erzeugt; es würde dies dann auch das verschiedene Verhalten zum Magensaft erklären.

Wie wir sehen, bilden also auch für Bütschli in seinen letzten Erwägungen die tinctoriellen Eigenschaften, das Vorkommen einer gleich färbbaren Substanz in Zellkernen und im Centralkörper der Schizophyten das letzte und oberste Kriterium für die Kernnatur des Centralkörpers. War also auch Bütschli noch weit davon entfernt, einwandsfrei den Nachweis der Kernfunction des Centralkörpers zu erbringen, so war doch durch seine Untersuchungen von der Organisation der Schizophyten die Differenzirung in Haut, Plasma und Centralkörper, sowie das Vorkommen zweier körniger Einschlüsse erwiesen.

Um so mehr zu bedauern ist es, dass schon in der nächsten Arbeit, die über diesen Gegenstand erschien, die nunmehr festgestellten Begriffe nicht auseinander gehalten werden.

Deinega[1]), der vorzugsweise an *Oscillaria princeps* und *Froehlichii,* ausserdem auch an *Aphanizomenon flos aquae* seine Untersuchungen anstellte, behandelte dieselben mit Magensaft bei 40° und erhielt ebensolche central gelegenen Körper mit nucleïnischem Glanz, wie sie Zacharias beschreibt, allein er hielt dieselben nicht für

1) Valerian Deinega, Der gegenwärtige Zustand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phycochromaceen. Bull. de la Société des Natur. de Moscou. 1891. N. S. V. Mosc. 1892.

Kerne, sondern für Verdauungsreste des gefärbten Plasmas. Er wandte nämlich Magensaft auf *Spirogyra* und *Hydrodictyon* an, und constatirt hier ein „Aufquellen und Verschwinden des Kernes, während die verstümmelten und gänzlich entfärbten Chlorophyllkörper zurückblieben, und mit keinen Mitteln ein Zellkern aufzufinden war". Dagegen färbt sich jetzt der Verdauungsrückstand der Chlorophyllbänder ebenso wie ein Kern und er schliesst daraus, dass Zacharias bei *Tolypothrix* und *Oscillaria* es nicht mit einem Kern, sondern mit Verdauungsüberresten des Chromatophors zu thun hatte.

Demgegenüber betont Zacharias[1]) in einer Besprechung dieser Arbeit, dass Deinega die Untersuchungen an *Spirogyra* nicht mit ausreichender Sorgfalt und Umsicht angestellt habe, und dass die Kerne der Algen im wesentlichen mit den Kernen anderer Pflanzen übereinstimmen.

Die von Scott als Theilungsstadien interpretirten Gebilde weist Deinega ebenfalls als Kunstproducte zurück; er beobachtete nämlich, dass durch Einwirkung des Chloralhydrats die an den Querwänden angeordneten (Cyanophycin-) Körner quollen und ihre Substanz sich in das Zelllumen hinein ausbauchte, wodurch Figuren erzeugt wurden, die an Theilungsspindeln erinnerten, aber daran leicht als Kunstproducte zu erkennen waren, dass sich stets eine alte Wand zwischen ihnen befand. Da Deinega weder mit Hämatoxylin noch mit anderen Methoden einen Centralkörper in allen Fällen nachweisen konnte, so lässt er die Kernfrage offen, ebenso die Frage nach der Natur der „Körner"; er constatirt nur, dass sie kein Paramylum seien, dass sie in 1 % HCl, schwacher H_2SO_4 und in Chloralhydratlösung verschwinden, und durch Pikrocarmin tingirbar sind. Sie stellen nach seiner Meinung zweifellos ein Isomer der Stärke dar.

Dagegen gelangt Deinega zu der Anschauung, dass der Farbstoff nicht gleichmässig vertheilt sei, sondern sich in Form eines glänzenden Netzes, dem sich der Farbstoff ausschliesslich einlagert, vorfindet: „Unstreitig ist dieses Netz ein Chromatophor, welches hier, so wie bei vielen anderen Algen ein durchlöchertes, die Zelle belegendes Plättchen vorstellt." Diese Anschauung Deinega's findet aber in seinen Abbildungen — ich möchte besonders auf Fig. 7, 12 und 13 aufmerksam machen — sicher keine Stütze.

---

1) Zacharias, Ueber Val. Deinega's Schrift. Botan. Ztg. 1891, p. 664.

In gleicher Weise wie die Resultate von Zacharias durch Deinega haben auch die Anschauungen und Abbildungen Bütschli's durch Fischer[1]) eine Deutung erfahren, die nicht zur Klärung der verwickelten Organisationsfrage diente.

Ich will hier von den Meinungsverschiedenheiten, die zwischen Fischer und Bütschli über die Wabenstructur der Protoplasten und die Organisation der Bakterienzelle herrschen, in denen Fischer sicher einige berechtigte Einwände vorbringt, absehen, uns interessirt hier in erster Linie die Stellung, die Fischer zum Centralkörper als Zellkern oder als Substitut desselben einnimmt. Er geht davon aus, dass durch die von Bütschli angewandten Fixirmethoden zweifellos Präparationsplasmolyse erzeugt werde. Er hält die „feinwabige Rindenschicht" Bütschli's für Plasmafäden, mit denen der contrahirte Protoplast noch mit der Wand in Verbindung steht, die sich also bei der Plasmolyse nicht mitcontrahirt haben. „Der Centralkörper aber, nach Bütschli der gewaltige Kern, ist nicht der Zellkern, sondern nur die Hauptmasse des contrahirten Protoplasmas, in welchem erst weiterhin nach einem Kern zu suchen wäre. Ich habe bisher nicht die Gelegenheit gehabt, eine grössere Anzahl und besonders geeignete Oscillariaceen zu untersuchen, bei denen aber, die ich beobachtete, ergaben sich bei Plasmolyse mit 5 % Na Cl dieselben Contractionen wie bei der Fixirung im Alkohol. So scharfe Contractionen, wie Bütschli abbildet, habe ich noch nicht bekommen, das kann aber am ungünstigen Material liegen. Die besonders sich färbenden rothen Körnchen, welche Bütschli abbildet, sind in lebenden Oscillarien schon zu sehen und seit langer Zeit bekannt, welcher morphologische Werth ihnen beizulegen ist, dürfte noch fraglich sein."

Was nun zunächst die „rothen Körnchen" anlangt, so hat Fischer[2]) mit der Behauptung unrecht, dass dieselben längst bekannt und an lebenden Oscillariaceen zu sehen seien. Direct zu sehen sind, und bisher bekannt waren nur die Cyanophycinkörner und diese liegen im peripheren Plasma und färben sich mit Hämatoxylin nicht roth, während die „rothen Körnchen" bis dahin nicht bekannt waren und nicht im peripheren Plasma — wie von Bütschli ausdrücklich hervorgehoben wird — liegen.

---

1) A. Fischer, Sitzungsberichte der k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Math.-Phys. Classe, März 1891.

2) l. c., p. 69 d. Sep.-Abdr.

Dass aber der Centralkörper — wenigstens bei den von Bütschli untersuchten Cyanophyceen — kein contrahirter Protoplast ist, davon kann man sich am lebenden Material, wo derselbe ja wie z. B. bei *Tolypothrix*, *Anabaena*, *Nostoc* u. a. sehr schön zu sehen ist, ohne weiteres überzeugen.

War bis zum Jahre 1892 die Organisationsfrage der Phycochromaceenzelle soweit geklärt, dass als sicher eine Differenzirung in Wand, gefärbtes peripheres Plasma und den „Centralkörper" feststand, als Einschlüsse in ersterem die Cyanophycinkörner, an der Oberfläche des letzteren die „rothen Körnchen" nachgewiesen waren, so brachte das Jahr 1892 in doppelter Hinsicht völlig neue Anschauungen.

Es erschienen im ganzen vier grössere Abhandlungen[1]), zwei von Zuckal[2]), je eine Arbeit von Hieronymus[3]) und eine Dissertation von A. Marx[4]).

Ich will zunächst die beiden Mittheilungen von Zuckal besprechen. Scharf von Allem, was bei den Cyanophyceen bisher beobachtet und beschrieben worden ist, unterscheiden sich die Anschauungen und Beobachtungsresultate Zuckal's und zwar mit Bezug auf jeden einzelnen Zellbestandtheil. Zunächst die Kernfrage in ihrer Beleuchtung durch Zuckal. Er geht von den Verhältnissen bei *Tolypothrix lanata* aus und findet hier: „Der sogen. Nucleolus in dem grossen, einzelnen Zellkern gewisser *Tolypothrix*-Zellen ist kein solcher, sondern der eigentliche Zellkern, um den sich das Protoplasma in einer ähnlichen Weise sammelt, wie um die Kerne in den Sporenschläuchen der Ascomyceten." Er kultivirt dann einzelne *Tolypothrix*-Fäden auf dem Objectträger und findet, dass sich diese Nucleolen 2, 4, 8 bis 64 mal theilen, sich mit Plasmahüllen umgeben und „nackte Zellen" darstellen, die seither als die bekannten Cyanophycinkörner beschrieben wurden. Er fasst den genetischen Zusammenhang der „Cyanophycinkörner"

---

1) Eine Notiz von Dangeard, Les noyeaux d'une Cyanophycée in Le Botaniste Sér. III, p. 28, war mir sowohl hier wie in Berlin nicht zugänglich.

2) H. Zuckal, I. Ueber den Zellinhalt der Schizophyten. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. X, 1892, p. 51. II. Ueber den Zellinhalt der Schizophyten. Sitzungsberichte der Wiener Acad., Abth. 1, 101. Jahrg., 1892, p. 301.

3) G. Hieronymus, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen. Cohn's Beiträge zur Biolog. d. Pflanz., Bd. V, p. 461.

4) F. A. Marx, Untersuchungen über die Zellen der Oscillarien. Erlanger Dissertation 1892.

und des „Nucleolus“ in folgenden Satz zusammen: „Durch dieselbe Kultur wurde auch noch die wichtige Thatsache constatirt, dass die sog. „Körner“ directe Abkömmlinge der Zellkerne sind, oder anders ausgedrückt, dass die letzten Theilproducte der Zellkerne identisch sind mit den „Körnern“[1]).

Die „Körner“ entstehen also, wie Zuckal in seiner ausführlichen Arbeit[2]) darzulegen versucht, „aus dem Nucleolus Wille's durch fortgesetzte Theilung unter gleichzeitigem Verschwinden der sog. Zellkerne“, d. h. der „Centralkörper“.

Sehen wir uns nun die Beweismittel für diese Anschauung etwas genauer an. Zunächst erscheint es fraglich, ob die Methode der Objectträgerkultur, deren Einzelheiten übrigens nicht angegeben sind, überhaupt brauchbar ist, um directen Einblick in die feinsten morphologischen Gestaltungsprocesse dieser intensiv gefärbten Organismen zu gestatten. Zum mindesten trifft dies bei dickeren Objecten sicher nicht zu und selbstverständlich ist dies noch mehr der Fall bei Objecten, deren Durchsichtigkeit durch körnige periphere Einschlüsse oder durch das Entstehen von solchen während der Beobachtung noch herabgesetzt wird.

Jeder der sich mit der Beobachtung lebender Phycochromaceen beschäftigt hat, weiss, dass der Centralkörper in Cyanophycinkörner führenden Zellen schwerer zu sehen ist, als in solchen, die frei davon sind; trotzdem lässt er sich aber hier immer mit geeigneten Mitteln nachweisen. Ein Blick auf die Tafeln Zuckal's lehrt aber ohne weiteres, dass er in der That völlig Verschiedenes als gleichartig zusammengeworfen hat. Seine Figur 7 der dünnfädigen *Oscillaria* zeigt bisquitförmig eingeschnürte „Centralkörper“, die übrigen Abbildungen derselben zeigen andere Stadien der Theilung derselben, wie sie an jeder dünnfädigen *Oscillariacee*, die sich in kräftigem Wachsthum befindet, unmittelbar zu beobachten sind. Und diese setzt er gleich mit den Cyanophycinkörnern, deren „Theilungsstadien“ in Fig. 11 abgebildet sind[3]).

Sieht man nun ab von der Methode der Lebendbeobachtung, die ohne sorgfältigste Kritik hier nicht zum Ziele führen kann, so bleiben noch die mikrochemischen Reactionen, die Zuckal für die

1) Zuckal, l. c. I, p. 52.

2) Zuckal, l. c. II, p. 307.

3) Unzweifelhaft handelt es sich hier in Fig. 11 und mehr oder weniger auch in Fig. 9 und 10 um Zellen, deren Inhalt durch Quellung bis zur Unkenntlichkeit verändert ist.

Kernnatur der Körner anführt. Von seinen hierbei gewonnenen Resultaten sagt er jedoch, dass sie aus zweifachen Gründen nicht ganz klar seien. „Der erste Grund liegt in dem fatalen Verhalten der Cyanophyceenzellen gegenüber den specifischen Kernfarbstoffen. Es färbt sich nämlich an diesen Zellen alles: das Rindenplasma, das Cytoplasma, die Kerne (Körner) und sogar die Scheide, sodass man einzig auf die Unterschiede in der Intensität der Färbung angewiesen ist. Der zweite Grund liegt in der Inconstanz der wichtigsten Reactionen bei ein und derselben Pflanze, ja sogar in verschiedenen Stücken desselben Fadens. Auch die Lage der Körner innerhalb der Zellen beeinflusst das Resultat der Reactionen in einem nicht unerheblichen Grade", was z. B. bei der Einwirkung von Magensaft der Fall war. Dies letztere ist sehr natürlich, da Zuckal ja je nach der „Lage der Körner" ganz verschiedene Dinge geprüft hat.

Was die Tinctionsfähigkeit der „Körner" anlangt, so findet Zuckal, dass Eosin und Safranin leicht, minder gut Hämatoxylin und Gentianaviolett aufgenommen werden, am stärksten heisse alkal. Methylenblaulösung und Differenzirung mit kalter Bismarckbraunlösung nach Ernst, in 5% Kalilauge, Chloralhydrat sowie 1% HCl verschwinden die Körner nur scheinbar; d. h. es tritt nur eine mehr oder minder grosse Quellung zum Theil unter gleichzeitigem Substanzverlust ein. Zucker und Schwefelsäure färben die Körner deutlich röthlich, auch die Xanthoproteïnsäure sowie die Biuret-Reaction gaben gute Resultate, dagegen fand er bei 24stündigem Einlegen frischer Objecte in Verdauungsflüssigkeit „ziemlich merkwürdige Resultate; bei einem Theil der Fäden sind nämlich die Körner scheinbar verschwunden, bei einem andern Theil im Gegentheil recht deutlich geworden und zeigen dann nicht selten den charakteristischen Nucleïnglanz." Zuckal kommt sodann zu dem Schluss, die Körner bestehen aus Eiweisskörpern und zwar schliesst er auf Chromatin aus der Tingibilität mit Kernfarben, sowie dem Verhalten gegen $CuSO_4$ und 20% NaCl, auf Nucleïn aus den Verdauungsresultaten.

Aus der Thatsache, dass die „Körner" aus Eiweissstoffen bestehen, leitet er einen weiteren Beweis ab, welcher zu der Annahme zwinge, dass die „Körner" der Cyanophyceen echte Zellkerne darstellen.

Da die Verdauungsversuche Zuckal's nicht eindeutig ausfielen, so hätte Zuckal seine Anschauung von der Kernnatur der

„Körner" nur durch den ausführlichen Beweis der Theilungsfähigkeit derselben begründen können. Gerade hierüber enthält die Arbeit ausserordentlich wenig. Ueber den Theilungsvorgang erfahren wir nur, dass er gewöhnlich Nachts erfolge, wie aber aus der mit zwei „Nucleolis" versehenen Zelle die mit „Kernen" (Körnern) erfüllte entstehe, darüber finden wir auf p. 306 keine Angabe, es scheint jedoch aus der Tafel und aus einer Bemerkung auf p. 311 hervorzugehen, dass Zuckal fragmentative Theilung der Körner beobachtet haben will, er sagt nämlich, „dass sich die Zellkerne[1]) der Phycochromaceen nicht in der complicirten Form der Karyokinese, sondern auf eine möglichst einfache Weise theilen, kann Niemanden im Hinblick auf den notorisch sehr niedrigen Rang dieser Pflanzengruppen im System wundern."

Ueber die Chromatophoren-Frage hilft sich Zuckal in sehr einfacher Weise hinweg und zwar durch folgende Ueberlegung[2]): „Nun muss ich aber in Folge meiner sonstigen Befunde den ungefärbten Centraltheil als Cytoplasma ansprechen und daher logischer Weise den gefärbten Rindentheil — als Chromatophor; denn was ist ein Chromatophor anderes, als ein bestimmt abgegrenzter und mit dem charakteristischen Farbstoff durchtränkter Theil des Protoplasmas?" Zuckal scheint freilich dabei zu übersehen, dass er dann in Folge seiner sonstigen Befunde zu den höchst eigenthümlichen Vorstellungen gelangt, dass 1. in einem Chromatophor Zellkerne vorkommen und 2. „nackte Zellen" entstehen können; denn die von Zuckal als Kerne resp. nackte Zellen gedeuteten Cyanophycin-Körner kommen ja stets in der gefärbten Rindenschicht vor.

Soweit die Anschauungen Zuckals über die Phycochromaceen[3]); von welcher Kritik dieselben getragen sind, geht am besten daraus hervor, dass auch die „rothen Körner" Bütschli's identisch mit seinen Zellkernen sind[4]).

1) Er meint hier die Cyanophycinkörner.

2) Zuckal, l. c. II, p. 319.

3) Auf die Schlüsse, die Zuckal hieraus für die Spaltpilze zieht, komme ich noch an anderer Stelle demnächst zu sprechen.

4) Zuckal, II, p. 322: „Da ich mich durch die Untersuchung von *Cladothrix*, *Beggiatoa*, *Chromatium*, *Ophidomonas* etc. aus eigener Anschauung davon überzeugt habe, dass die »rothen Körnchen« dieses Forschers mit meinen Zellkernen identisch sind, so hat Bütschli indirect nicht nur unsere Kenntniss von dem Vorhandensein der Zellkerne bei den Bakterien erweitert, sondern er hat auch nachgewiesen, dass die grösseren Eubakterien und vielleicht alle Desmobakterien vielkernig sind, ganz analog den meisten Cyanophyten."

Die zweite Abhandlung desselben Jahres ist die Arbeit von Hieronymus[1]), in der dieser Forscher, gestützt auf ein umfangreiches Untersuchungsmaterial, zur Chromatophoren- und Kernfrage Stellung nimmt.

Was zunächst erstere betrifft, so ist Hieronymus der Ansicht, dass der grüne Farbstoff nicht diffus in der „Rindenschicht" vertheilt, sondern an kleine winzige Kugeln (Grana) gebunden sei, die zu rosenkranzförmigen Fibrillen angeordnet sind[2]). Dieselben werden besonders deutlich durch Druck auf das Deckglas und dadurch hervorgerufenen Wassereintritt in die verletzten Zellen, sowie durch Einlegen des Materials auf 24 Stunden in 6—10% NaCl-Lösung. Gleiches erzielte er auch — allerdings unter sofortiger Entfärbung der Grana — durch Einlegen der Fäden in verd. Essigsäure oder verdünnte essigsaure Ferrocyankalilösung.

Die gleichen Methoden sind nach Hieronymus auch geeignet, Aufschluss über die Structur des Centralkörpers zu geben. In jugendlichen Zellen findet Hieronymus denselben in sich völlig abgeschlossen und abgerundet, stets aus einem Fadenknäuel mit eingelagerten, durch Essigcarmin färbbaren Körnchen bestehend. Die Substanz der Fäden ist allerdings am übrigen Protoplasma schwer unterscheidbar, der Verlauf derselben ist aber durch die der Grundsubstanz eingelagerten färbbaren Körner zu erschliessen. Von einem Zellkern nach Art der höheren Pflanzen unterscheidet sich nun der so beschaffene Phycochromaceenkern nach Hieronymus dadurch, dass die äussersten Fadenlagen des Knäuels sich auflockern und abwickeln können und dann, wie an Pikrinsäure-Essig-Carminpräparaten sichtbar war, sogar zwischen die Fibrillen der gefärbten Rindenschicht sich einschieben können[3]). Bei abnormer Grössenzunahme der dem abgewickelten Centralkörperfaden eingelagerten Körner ist dann der Fadenverlauf nicht mehr so deutlich und die so in die Rindenschicht eingeschobenen Körner erscheinen dann unregelmässig im Zellinnern vertheilt. Sie bilden nach der Anschauung von Hieronymus dann die „Cyanophycinkörner" Borzi's oder die „Körner" von Zacharias.

---

1) Hieronymus, Die Organisation der Phycochromaceenzelle. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. V, p. 471.

2) Hieronymus beobachtete mit Zeiss Apochrom. 3 mm Ap. 1,3, Oc. 12 u. 18 und möglichst intensivem Sonnenlicht.

3) l. c., p. 479.

Der wesentliche Unterschied des Centralkörpers der Phycochromaceen von den Zellkernen höherer Pflanzen besteht also nach der Anschauung von Hieronymus darin, dass die Centralkörper nicht wie diese mit einer besonderen Kernmembran versehen, nicht „geschlossen" sind, und dass die Cyanophycinkörner weder Product der Assimilation noch Reservestoffe sind, noch überhaupt in genetischer Beziehung irgend etwas mit der Rindenschicht zu thun haben, sondern die lockerungsfähigen abgewickelten Theile des Centralkörperfadens darstellen. Uebrigens steht Hieronymus der Zellkernfrage ziemlich indifferent gegenüber, denn er sagt p. 480: „Ob man nun auf die Centralkörper der Phycochromaceen den Namen „Zellkern" anwenden will, oder nicht, ist schliesslich gleichgültig. Vielleicht wird es zweckmässig sein, dieselben als offene Zellkerne gegenüber den geschlossenen der höheren Organismen zu bezeichnen."

Beziehungen zwischen den geschilderten Zuständen des Centralkörpers und den Zelltheilungen bestehen nach Hieronymus nicht, sie findet ganz unabhängig von denselben statt. Bald fand er „die Fadengerüste desselben bei der Zelltheilung zu einem dichten Knäuel mit mehr oder weniger quer verlaufenden Windungen; die Abschnürung erfolgte dann dadurch, dass in der Mitte eine der Windungen nach und nach mit dem Fortschreiten der ringförmigen neuen Zellwand immer enger wurde, bis nur noch die beiden neuen Knäuel durch einen einfachen Faden zusammenhingen, der zuletzt durchriss. Bald war der Knäuel mehr oder weniger in dem Abwickelungs- und Auflösungsstadium begriffen und dann musste man annehmen, dass der Kernfaden sich nach und nach verschiebt, bis die neuen Zellhälften gleich grosse Stücke desselben enthalten und eine Trennung dieser stattfinden kann"[1]).

Von den peripher, jedoch stets noch in einem Faden[2]) liegenden älteren Cyanophycinkörnern stellt er fest, dass dieselben häufig von eckiger scharf begrenzter Gestalt sind und sich in nichts von Krystalloiden unterscheiden. Häufig beobachtete Hieronymus Würfel des regulären Systems oder Combinationen des Würfels mit dem Oktaeder; ihrer chemischen Natur nach gehören sie, wenn auch die gewöhnlichen Proteïnreactionen[3]) bis auf die Braunfärbung

---

1) l. c., p. 480.
2) l. c., p. 482.
3) l. c., p. 484.

mit Jod nicht eintraten, doch zu den Proteïn- oder vielmehr Nucleïn-ähnlichen Krystalloiden.

Zum Schluss möchte ich noch kurz auf einen Punkt der Hieronymus'schen Arbeit hinweisen, nämlich auf seine Angabe[1]) „Bütschli färbte die Cyanophycinkörner der von ihm untersuchten Bakterien mit Delafield'schem Hämatoxylin[2])“; es dürfte dies wohl auf eine missverständliche Auffassung der Ansicht Bütschli's zurückzuführen sein, denn Bütschli sagt p. 17 seiner Abhandlung ausdrücklich, dass er entgegen der Angabe von Zacharias nach seinem Verfahren die Cyanophycinkörner mit Delafield-schem Hämatoxylin nicht habe färben können, dagegen mit Eosin. Demnach ist auch wohl hieraus die ebenfalls auf Missverständniss beruhende Ansicht von Hieronymus zu erklären, wenn er sagt[3]): „Ich bin also mit Bütschli der Ansicht, dass die Cyanophycinkörner den körnigen Bestandtheilen der Kerne höherer Organismen entsprechen und dieselben vertreten, wenn sie auch aus einer andern Substanz bestehen.“ An der von Hieronymus angezogenen Stelle[4]) spricht Bütschli gar nicht von den Cyanophycinkörnern, sondern von den „rothen Körnchen“ und dass er diese nicht mit den ersteren identificirt, geht aus p. 12, 13, 14 und 17 seiner Abhandlung hervor. Somit besteht auch zwischen der Anschauung von Bütschli und Hieronymus keinerlei Uebereinstimmung.

Der Vollständigkeit halber sei auch noch die vierte im Jahre 1892 erschienene Arbeit erwähnt, eine Erlanger Dissertation von F. A. Marx[5]). Mit dem Studium der Literatur über die Phycochromaceenkernfrage hat sich der Verfasser nicht lange aufgehalten, er kennt nur die Zacharias'sche Arbeit von 1890.

Dementsprechend sind auch die Resultate. „Trotz mehrfach wiederholter Versuche liess sich nichts, was auf einen Zellkern hinwies, feststellen.“ Ja, er bemerkte einen farblosen Centraltheil überhaupt nur „äusserst selten“, „meistens wiesen die Zellen über-

1) p. 486.

2) Hieronymus citirt hier „Bütschli p. 11“ (Bütschli spricht an der von Hieronymus citirten Stelle nur vom Centralkörper).

3) l. c, p. 488.

4) „Bütschli l. c., p. 37.“

5) F. A. Marx, „Untersuchungen über die Zellen der Oscillarien und zwar I. Prüfung der Oscillarien auf das Vorhandensein eines Kerns und das Verhalten der sämmtlichen Inhaltskörper gegen Färbemittel und Reagentien; und II. Künstliche Veränderungen im Inhalt der Oscillarienzellen durch Nährlösungen.

haupt keine Centraltheile auf"[1]). Von den „Körnern" stellt er Schwarzfärbung mit Osmiumsäure fest.

Die abweichenden Ansichten, welche Hieronymus und Zuckal über den Zellbau der Phycochromaceen geäussert hatten, riefen eine kurze Mittheilung von Zacharias[2]) hervor, in welcher dieser Forscher seine in der Botan. Zeitung 1890 niedergelegten Resultate festhält. Von neuen Beobachtungen bringt die Mittheilung eine Angabe betreffs der Chromatophoren. Zacharias, der schon früher den Eindruck erhalten hatte, als ob das periphere Plasma nicht ganz homogen grün gefärbt sei, „konnte an einem sehr günstigen Object (einer lebhaft blaugrün gefärbten Scytonemee) eine deutliche Punktirung des peripheren Plasma an der lebenden Zelle feststellen. Gefärbte Körperchen schienen ihm einer farblosen Grundmasse eingebettet." Dagegen konnte er einen farblosen, dünnen, hyalinen, die gefärbte Rindenschicht nach aussen abgrenzenden Protoplasmasaum nicht erkennen. Energisch weist Zacharias die Anschauung von Hieronymus von der Genese der Cyanophycinkörner, von dem sich abwickelnden Centralfadenknäuel, sowie die von Hieronymus versuchte Identificirung seiner „Centralsubstanz" mit den Cyanophycinkörnern Borzi's und den „rothen Körnern" Bütschli's zurück. Er sagt: „Hier wird durch Hieronymus alles, was durch sorgfältige Untersuchungen seiner Vorgänger klargelegt und unterschieden wurde, derartig verwirrt, dass es einer ausführlichen Auseinandersetzung bedarf, um die Sachlage wiederum zu klären"[3]).

Einen weiteren nicht unerheblichen Fortschritt erfuhr die Organisationsfrage der Phycochromaceen durch Palla[4]). In der Zusammenfassung der Resultate seiner umfangreichen Untersuchung stellt Palla folgende Anschauungen auf: „Der Protoplast der untersuchten Cyanophyceenformen zeigt stets eine Differenzirung in einen farblosen, centralen Theil, den Centralkörper, und eine gefärbte Rindenschicht, das Chromatophor; nach aussen wird er zweifelsohne von einer farblosen Hautschicht abgeschlossen und eine gleichfalls farblose Plasmaschicht dürfte stets zwischen dem Centralkörper und dem Chromatophor vorhanden sein." Allerdings nicht

---

1) l. c., p. 13.

2) Zacharias, Ueber die Zellen der Cyanophyceen, Botan. Ztg. 1892, p. 617 ff.

3) l. c., p. 2 d. Sep.-Abdr.

4) E. Palla, Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXV, 1893, p. 512 ff.

ganz so sicher wie in der Zusammenfassung drückt sich bezüglich der beiden Hautschichten Palla in der Untersuchung selbst aus. Er hat, wie er auf p. 530 selbst sagt, „einen farblosen Protoplasmasaum über dem Chromatophor direct nicht wahrnehmen können, möchte aber die Angabe von Hieronymus, der bei einer sehr starken Vergrösserung gearbeitet hat, nicht anzweifeln.“ Uebrigens stützt er sich nicht ausschliesslich auf die Autorität von Hieronymus, sondern bringt für seine Anschauung noch zwei Wahrscheinlichkeitsgründe bei, die aus der Thatsache folgen, dass bei den haarförmigen Zellen von *Gloiothrichia Pisum* durch Vacuolen normaler Weise eine Theilung des Chromatophors stattfindet, und an diesen Stellen dann stets eine farblose Plasmapartie liegt, dass ferner ein Gleiches zutrifft, wenn der Centralkörper in eine Vacuole vorragt, der dann von dem Chromatophor entblösst erscheint.

Auch die Vertheilung des Farbstoffes innerhalb des Chromatophors ist nach Palla keine gleichmässige, er schreibt vielmehr dem Chromatophor eine Wabenstructur im Sinne Bütschli's zu, und nimmt an, dass der Farbstoff an kleine, den Wabenwänden eingelagerte Farbstoffträger gebunden sei, doch giebt Palla zu, dass gerade hier die Leistungsfähigkeit seines Instruments seine Grenze erreicht habe.

Den Hauptgegenstand seiner Untersuchung bildet der Centralkörper und er fasst seine auf diesen bezüglichen Resultate dahin zusammen[1]): „Der Farbstoffen gegenüber wie ein Zellkern oder ein Aleuronkorn sich verhaltende Centralkörper kommt bei *Gloiothrichia Pisum* (und wahrscheinlich auch noch bei andern Rivulariaceen) in vielen Zellen gewöhnlich in der Mehrzahl und dann oft in höchst ungleicher Ausbildung in derselben Zelle vor, während die übrigen Cyanophyceen nur einen einzigen Centralkörper in ihren Zellen führen.“ Derselbe besitzt eine dünne Umgrenzungsmembran und anscheinend homogenen Inhalt. Körnige Inhaltskörper wurden in ihm nicht beobachtet; seine Theilung erfolgt durch Durchschnürung in zwei Hälften. Die interessanteste Beobachtung seiner ganzen Arbeit bildet aber sicher der stetige Nachweis des Centralkörpers durch die Lebendfärbbarkeit desselben mit einer 0,01 % Methylenblaulösung.

Die im Cyanophyceenprotoplast auftretenden körnigen Gebilde hat Palla stets ausserhalb, nie im Innern des Centralkörpers ge-

1) Palla l. c., p. 554.

funden. „Sie sondern sich ihren Reactionen nach streng in zwei verschiedene Gruppen: in die Cyanophycinkörner und in die „Schleimkugeln“. Für die ersteren stellt er neben Löslichkeit in verd. HCl und langsam eintretender Blaufärbung durch Hämatoxylin fest, dass sie bei der Lebendfärbung kein Methylenblau speichern, sich gewöhnlich in der äussersten Peripherie des Chromatophors, seltener, aber bei *Tolypothrix* constant, in der nächsten Umgebung des Centralkörpers vorfinden und zweifelsohne als das erste sichtbare Assimilationsproduct der Chromatophorenthätigkeit — in den Sporen als Reservestoffe für die Keimung — aufzufassen seien.

Bei den aus zähflüssiger Substanz bestehenden „Schleimkugeln“ hingegen findet Palla als differentielle Merkmale: Unlöslichkeit in verd. HCl; Rothviolettfärbung mit Hämatoxylin und intensives Speicherungsvermögen für Methylenblau; er findet sie dicht dem Centralkörper angelagert, nur selten entfernt von demselben im Chromatophor auftreten und identificirt sie mit dem „Nucleolus“ Wille's, Zacharias' „Centralsubstanz“ und den „rothen Körnchen“ von Bütschli. Für völlig irrig hält er die Vorstellungen von Hieronymus und Zuckal über den genetischen Zusammenhang ihrer „Körner“ mit dem Centralkörper, sowie über ihre chemische Zusammensetzung aus Eiweissstoffen, und glaubt, dass „beide Autoren zu der Annahme, dass die Körner Eiweiss enthalten, nur durch die unrichtige Vorstellung gekommen sind, die sie sich über den Protoplasmabau der Cyanophyceenzelle gebildet haben.“ Eine chemische Identificirung hat Palla nicht versucht.

Ferner weist Palla nach, dass grössere Vacuolen eine normale Erscheinung besonders in den langgestreckten fadenförmigen Zellen der Rivulariaceen sind und dass bei der Keimung der *Gloiothrichia*-Sporen stark lichtbrechende schwarze rundliche Massen im Chromatophor auftreten, welche in Alkohol, verd. Essig- und Ameisensäure leicht löslich sind; er glaubt, dass dieselben ein auf Kosten der Cyanophycinkörner entstandenes Oel darstellen. Es scheint mir jedoch diese Ansicht durch die Reactionen, besonders die Löslichkeit in verdünnten Säuren nicht genügend gestützt zu sein.

Am Schlusse seiner Arbeit spricht er sich auch über die Frage aus, ob dem Centralkörper die Bedeutung eines Zellkernes zukomme. Er beschränkt sich jedoch auf eine Discussion der einzelnen Möglichkeiten unter Hervorhebung, „dass der Centralkörper

gegenüber den echten Zellkernen im Bau und Verhalten sehr bedeutende Unterschiede zeigt."

Im gleichen Jahre erschien eine kurze Notiz von Chodat und Malinesco[1]), deren Inhalt mit den von Zuckal und Hieronymus vertretenen Anschauungen insofern Aehnlichkeit hat, als nach ihrer Ansicht die sämmtlichen im Zellinhalte der Phycochromaceen auftretenden Grana stofflich gleichartig sein sollen, dagegen nehmen sie für den Entstehungsort derselben das Cytoplasma an. Auch halten sie einen Vergleich mit den Chromatinkörnern der Zellkerne nicht für richtig und konnten Zellkerne oder zellkernähnliche Gebilde nicht nachweisen.

In einer ebenfalls 1893 erschienenen Erwiderung an Zacharias hält Hieronymus[2]) seine Anschauungen aufrecht, die er übrigens noch in verschiedener Richtung ausbaut; so kommen Vacuolen nicht nur innerhalb der Rindenschicht vor, sondern auch im übrigen Zellplasma besonders zwischen Rindenschicht und dem Centralkörper, aber auch zwischen den Fadentheilen des letzteren; meist sind sie klein und dann bisweilen in Mehrzahl vorhanden, grössere etwa die Hälfte des Zelllumens einnehmende finden sich nach Hieronymus bei *Scytonema circinatum* und *Stigonema ocellatum* Thuret. Bei *Tolypothrix* fand er sogar zuweilen in der oberen Endzelle jüngerer Fäden Vacuolen, um welche herum der Centralkörperfaden wie bei *Scytonema* und *Stigonema* gelagert war; er vermuthet, dass die von Schmitz hervorgehobenen, aus Abbildungen längst bekannten hellen Stellen zum grossen Theile eben auch nur Vacuolen seien und führt als Beispiel die Fig. 3 Taf. IV Botan. Ztg., Jahrg. 1895 von Zacharias an. Hieronymus steht in dieser Beziehung jedoch sicher mit seiner Anschauung isolirt da. Vacuolen innerhalb des Centralkörpers sind ausser von ihm noch von keinem Forscher beobachtet worden und sind in normalen und lebenskräftigen Zellen auch niemals in demselben vorhanden, vorausgesetzt, dass man nicht die vom Kerngerüst gebildeten mit Kernsaft erfüllten Räume als Vacuolen bezeichnen will.

Das darauffolgende Jahr 1894 brachte drei Abhandlungen von

---

1) R. Chodat et O. Malinesco, La structure cellulaire des Cyanophycées (Laboratoire de botanique de l'université de Genève. Série I, Fasc. V, 1893, p. 62—63 [Ref. im Botan. Centralbl., Bd. 55, p. 140]).

2) Hieronymus, Ueber die Organisation der Phycochromaceenzellen. Botan. Zeitung 1893.

Zuckal[1]). In der ersten derselben theilt er Untersuchungsergebnisse mit, welche seine früheren Anschauungen theils bestätigen, theils modificiren. Während er früher die Bestandtheile der Phycochromaceenzelle in Chromatophor und in inneres ungefärbtes Cytoplasma sonderte und in der Zelle nur eine Form von „Körnern“ fand, die durch Theilung aus dem Nucleolus Wille's entstehen, dann als freie Zellen in das gefärbte Rindenplasma wandern und dort die als „Körner“ bezeichneten Einschlüsse darstellen sollen, unterscheidet er nunmehr ein peripheres Chromatophor und einen inneren ungefärbten Theil, der „zwei Bestandtheile enthält, nämlich Cytoplasma und Körner“. Die Körner verhalten sich mikrochemisch nicht gleich, sondern er unterscheidet jetzt zwischen den Cyanophycinkörnern (Hieronymus) und den Schleimkugeln von Palla, dagegen bleibt er seiner Verwandlungstheorie treu, indem er angiebt, dass die Cyanophycinkörner in die Mitte rücken könnten und dann zu den Schleimkugeln werden, dass letztere wiederum zu einer einheitlichen Masse verschmelzen könnten und so den „Centralkörper“ der Autoren darstellten. Andererseits können aus der Theilung des letzteren wiederum Schleimkugeln bezw. Cyanophycinkörner entstehen.

Ich werde den Anschauungen Zuckal's im Verlaufe dieser Arbeit noch mehrfach kritisch zu begegnen Gelegenheit haben, und kann mich deshalb hier auf die Hervorhebung eines Punktes beschränken, nämlich dass schon der Satz, welcher die Grundanschauung Zuckal's ausdrückt: „der innere ungefärbte Theil der Cyanophyceenzelle enthält zwei Bestandtheile, nämlich Cytoplasma und ›Körner‹“, unrichtig ist, weil Zuckal es offenbar übersehen hat, dass die „Körner“ gar nicht im innern ungefärbten Theil liegen, sondern zumeist peripher in der gefärbten Rindenschicht.

Die dritte Arbeit Zuckal's zerfällt in mehrere Theile, deren erster über die Zoosporenbildung von *Cylindrospermum stagnale* handelt. Die Zellen der jungen Fäden enthalten anfangs eine Art Centralsubstanz, in deren unmittelbarer Nähe die ersten Körner entstehen, mit ihrem weiteren Wachsthum verschwindet dann die Centralsubstanz bis auf die letzte Spur. Die Körner zeigen an-

1) a) H. Zuckal, Zur Frage über den Zellinhalt der Cyanophyceen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., 1894, p. 49. b) H. Zuckal, Beiträge zur Kenntniss der Cyanophyceen. Oesterreich. Botan. Zeitschr. 1899, p. 284. c) H. Zuckal, Neue Beobachtungen über einige Cyanophyceen. Berichte der Deutsch. Botan. Ges., 1894, p. 256 ff.

fangs die Reactionen der „rothen Körner“, späterhin finde man nur noch Cyanophycinkörner und Zuckal nimmt wie früher die Entstehung der letzteren aus ersteren an.

Anfangs August verflüssigte sich nun seine Cylindrospermum-Gallerte auffallend, die Fäden erschienen nahezu farblos und enthielten 2—5 grosse farblose glänzende Körner von sehr verschiedener Grösse und unregelmässigen Contouren. Durch Platzen der Fäden wurden die Körner in Freiheit gesetzt und zeigten anfänglich die Brown'sche Molekularbewegung, späterhin aber eine, welche den „Schein der Willkürlichkeit“ erweckte. Diese „Zoosporen“ besitzen aber keine Cilien, sondern eine contractile Plasmahaut; sie sind nach Zuckal von sehr ungleicher Grösse, doch unterscheidet er grössere durchschnittlich 3,5 μ grosse elliptische und kleine durchschnittlich 1 μ grosse mehr kugelige. Nach 12 Stunden konnte Zuckal im Hängetropfen zahlreiche Diplozoosporen, gewöhnlich aus einer kleineren mit einer grösseren bestehend, beobachten. Ein Verschmelzen trat jedoch nicht ein, es wuchs vielmehr der kleinere Schwarm allmählich zur Grösse des andern heran und nach mehrfacher Theilung entstanden dann *Aphanocapsa*-ähnliche Familien. Den Beweis zu erbringen, dass aus diesen wiederum Cylindrospermum-Fäden hervorgehen, gelang Zuckal bisher jedoch nicht. Diese Zoosporen fasst Zuckal als Umwandelungsprodukte der Cyanophycinkörner auf.

Es ist nun nicht ausgeschlossen, dass Zoosporenbildung bei den Phycochromaceen vorkommt[1]), allein der stricte Beweis scheint mir noch zu fehlen, besonders da eine Täuschung bei der Kleinheit der Objecte, die auch dem Kulturfaden schon angehangen und sich dann in dem Kulturtropfen vermehrt haben können, nicht ausgeschlossen ist. Es giebt sicher eine ganze Reihe von bisher nicht beschriebenen blaugrünen Phycochromaceen, welche etwa 1—3 μ, also etwa Bakteriengrösse besitzen. Ich selbst konnte über 1½ Jahre zwei solcher Formen in einer von anderen Spaltalgen nahezu völlig freien Kultur beobachten, ohne einen Uebergang oder die Umwandlung derselben in eine bekannte grössere Form constatiren zu können. Die Angaben von Zuckal schliessen jedenfalls nicht die Möglichkeit aus, dass die eine „auffallende Verschleimung“ auf-

1) Die einzige Bemerkung, ausser der Zuckal's, welche sich meines Wissens in der Literatur über das Vorkommen von Zoosporen findet, stammt von Göbel, der Schwärmsporenbildung bei *Merismopoedia* beobachtet haben will, und steht in einem Referat über eine Arbeit von Borzi. Siehe Botan. Ztg. 1880, p. 490.

weisende und gleichzeitig nahezu farblos werdende Fadenkolonie vor der Geburt der Zoosporen schon abgestorben war. Aber selbst angenommen, es gäbe wirkliche Zoosporen bei den Phycochromaceen, so ist doch der genetische Zusammenhang derselben mit den Cyanophycinkörnern und indirect durch die „rothen Körnchen“ mit dem Centralkörper noch nicht erwiesen und bedürfte jedenfalls eines ausgiebigeren Beweis- und Beobachtungsmaterials, als das von Zuckal beigebrachte, der mit Bezug hierauf auch selbst zugiebt, dass „Eindrücke täuschen können“.

Von grösserer Wichtigkeit als die Zoosporenfrage, welche schliesslich einen besonderen Zweig der Organisationsfrage der Cyanophyceenzelle darstellt, ist für die vorliegende Untersuchung der übrige Theil von Zuckal's Arbeit, in welchem er Mittheilungen über den Zellbau verschiedener Species macht.

Ein besonders interessantes Object fand Zuckal in einer neuen von ihm *Lyngbya Bornetii* genannten Form. Der Zellinhalt besteht in den jüngsten Zellen dieser Alge nur aus farblosem Protoplasma und Chylema. Das Protoplasma zeigt einen grobmaschigen Wabenbau, aus dem eine feinere Wabenstructur durch Aufrichtung neuer Wabenwände hervorgeht; die peripher gelegenen, etwas engeren Waben färben sich sodann schmutzig grün, wobei der Farbstoff den Wänden eingelagert erscheint, während die central gelegenen Waben farblos waren. Diese sieht man dann durch das Chromatophor durchschimmern.

In ganz jungen Fäden fehlen die „Körner“ gänzlich, so dass die Zellen nur aus Zellwand, protoplasmatischem Wabengerüst und Chylema bestehen. „Von einer Centralsubstanz oder sonst irgend einem anderen geformten Zellinhalt ist keine Spur vorhanden“ und zwar sowohl im lebenden wie im fixirten und gefärbten Material. Zuckal zieht daraus den Schluss, „dass es im Laufe der individuellen Entwickelung der Cyanophyceen Stadien giebt, in denen die Zellen nur aus Protoplasma und Chylema bestehen. In einer späteren Entwickelungsstufe stellen sich dagegen auch Körner ein, die sich aber merkwürdiger Weise stets an den älteren Querwänden bilden und zwar in diesem speciellen Falle nach Zuckal nicht seiner Verwandelungshypothese gemäss aus einem Centralkörper, sondern aus knotenförmigen Verdickungen der Plasmastränge. „In dieser Plasmaansammlung bemerkt man dann etwas wie einen Tropfen, der nach und nach grösser und glänzender wird, wenn er seine vollständige Grösse erlangt hat, zieht sich das Protoplasma

von ihm zurück und das Korn ist fertig." Ganz kann sich aber Zuckal von seiner Theorie doch nicht trennen, denn ein solches Korn soll anfangs die Reactionen der rothen Körnchen Bütschli's, nach 2—3 Tagen aber die der Cyanophycinkörner zeigen. — Bei der Behandlung mit verd. Salzsäure verschwinden diese sammt dem Wabengerüst, fliessen mit letzterem zusammen und bilden im Innern der Zellen spinnenartige Figuren. Diese spinnenartigen Massen erfüllen immer je zwei Zellen zum Beweis, dass die jüngeren Zellen miteinander wahrscheinlich durch einen centralen Porus der Querwand communiciren.

Durch diese Beobachtung wird die Theorie Zuckal's von der Entstehung und Bedeutung der Cyanophycinkörner als „nackte Zellen" hinfällig, da Zuckal ja bei dieser Species die Entstehung der Cyanophycinkörner frei aus dem Plasma ohne Mitwirkung des Centralkörpers, der hier fehlt, selbst constatirt. Letzterer dürfte aber wohl dennoch vorhanden sein, denn die bei Behandlung des Fadens seiner Figur 2 mit verd. Salzsäure entstehenden oder vielmehr sichtbar werdenden und in Fig. 6 abgebildeten spinnenartigen Massen, stellen, wie ich zeigen werde, einfach Theilungsstadien desselben dar. Mit Porenkanälen haben dieselben, wie aus ihrem Vorkommen in der Zelle am Fadenende hervorgeht, auch nicht im geringsten etwas zu thun.

Uebrigens scheint Zuckal die Annahme der Zell- beziehungsweise Kernnatur selbst fallen zu lassen, denn er stellt das Verhältniss der Centralsubstanz zu den Körnern (also seinen Kernen bezw. Zoosporen!) in eine Parallele mit dem Verhältnisse von Traubenzucker zur Stärke und sagt[1]): „ich halte nämlich die Centralsubstanz für eine lösliche Modification der Körner, durch welche die Körnersubstanz befähigt wird, von Zelle zu Zelle zu wandern und sich an gewissen Punkten, z. B. akineten Manubrien etc. anzuhäufen". Also auf der einen Seite stellen nach Zuckal's Ansicht die Centralkörper den Ursprungsort für die rothen Körnchen bezw. Cyanophycinkörner und durch diese für die Zellkerne und nackten Zellen dar; auf der anderen Seite sind sie eine lösliche Modification der Cyanophycinkörner und rothen Körnchen, wodurch diese von Zelle zu Zelle diffundiren können, somit eine lösliche Modification von Zellkernen resp. Zellkernanlagen!

Ebenso abweichend von den Forschungsergebnissen anderer

1) l. c., p. 265.

Autoren, wie dies bei Zuckal der Fall ist, sind auch die von Chodat in einer kurzen Mittheilung[1]) veröffentlichten Resultate seiner Untersuchung des Zellbaues der Phycochromaceen, die vorzugsweise an *Chroococcus turgidus* ausgeführt sind. Sie führen ihn zu der Anschauung, dass der Centralkörper durch Vacuolenbildung oder Emulsionserscheinung der centralen Partien des Protoplasmas entstehe, die wie bei allen Protoplasten so auch hier eine geringere Dichte besitzen. Dabei sei die Grundsubstanz der Centralkörper lebender Zellen meistens ebenso gefärbt wie die des peripheren Plasmas, so dass also eine besondere den Farbstoff führende, etwa als Chromatophor abgegrenzte und zu bezeichnende Schicht sich nicht unterscheiden lasse. Während er im voraufgegangenen Jahr nur Körner von stofflich gleicher Beschaffenheit beobachten konnte, unterscheidet er dagegen nunmehr zwischen Schleimtropfen, löslicher Stärke und Cyanophycin, die entweder gleichmässig in der Zelle vertheilt sein oder bei ihrer centralen Anhäufung innerhalb der vacuoligen Partie die kernähnlichen als Centralkörper bezeichneten Gebilde vortäuschen sollen. Er findet ferner, dass bei der Theilung von *Chroococcus turgidus* die zunächst entstehende Wand protoplasmatische Beschaffenheit besitze und gefärbt sei, so dass eine Unterscheidung von dem Centralkörper sowohl wie von dem peripheren Plasma nicht möglich sei. Erst später finde ein Ersatz derselben durch eine wahre Zellwand statt.

Die Untersuchung Chodat's würde also alle seither gewonnenen Ansichten von dem Bau des Cyanophyceenprotoplastes, über die zwischen den übrigen Forschern eine Einigung erzielt ist, nämlich die schon von Schmitz festgestellte Differenzirung in eine den Farbstoff führende periphere Rindenschicht und in einen farblosen centralen Theil, wiederum in Frage stellen. Es erscheint freilich zweifelhaft, ob sie für eine solche von dem seither mühsam Errungenen völlig differirende Ansicht auch durch das beigebrachte Thatsachenmaterial genügend fundirt ist.

Schliesslich sei noch eine vorläufige Mittheilung von S. Stockmayer[2]) erwähnt, die jedoch neues Thatsachenmaterial nicht ent-

1) R. Chodat, Archiv des sciences phys. et mat. Genère 1894, Sér. III, XXXII, p. 637—641.

2) S. Stockmayer, Ueber Spaltalgen (vorl. Mittheilung). Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., XII, 1894, p. 102—104. Eine ausführliche Arbeit scheint nicht erschienen zu sein.

hält. Stockmayer schliesst sich in derselben theils den Anschauungen Palla's, theils denen Bütschli's an, indem er mit Palla die körnigen Einschlüsse, über deren Natur er sich nicht weiter ausspricht, sämmtlich im peripheren Plasma, nicht im Centralkörper gelagert sein lässt, dagegen den Centralkörper zwar körnchenfrei, aber im Gegensatz zu Palla nicht „völlig homogen", sondern mit Bütschli wabig strukturirt findet.

Im Jahre 1895 trug ich die Resultate meiner Untersuchungen über die Organisation der Cyanophyceenzellen, deren ausführliche Publication in der vorliegenden Arbeit erfolgt, unter Demonstration von Präparaten mitotischer Theilungen des Centralkörpers auf der Naturforscher-Versammlung zu Lübeck vor[1]).

Nach Abschluss des wesentlichsten Theiles meiner Untersuchung erhielt ich noch Kenntniss von einer Arbeit Nadson's[2]), die mir leider bis heute im Original unzugänglich geblieben ist, da ich sie weder aus der hiesigen, noch aus der Berliner und Tübinger Bibliothek erhalten und die ich in Folge dessen auch in der vorliegenden Arbeit nicht eingehender berücksichtigen konnte.

Nach den Referaten zu urtheilen schliessen sich Nadson's Anschauungen über den Bau der Phycochromaceenzelle eng an die von Bütschli vertretenen an. Er unterscheidet zwischen peripherer mit Phycochrom gefärbter Schicht und Centralkörper. Die erstere besitzt nach ihm eine Wabenstructur im Sinne Bütschli's, wobei die Farbstoffe ausschliesslich den Wänden der Waben eingelagert sind. Eine ebensolche nur weniger deutliche Wabenstructur besitzt der Centralkörper, der jedoch weder ein selbstständiges noch ein scharf differenzirtes und vom Protoplasma abgegrenztes Gebilde darstelle und eigentlich nur „der centrale Localisationspunkt einiger Stoffe im Protoplasma und der Gesammttheil der mittleren Waben des Protoplasmas sei". In diesem Punkt weicht also Nadson's Ansicht vom Centralkörper nicht unerheblich von der Bütschli's ab. Der Inhalt der Waben des Centralkörpers ist nach ihm mit einer besonderen, stark färbbaren Substanz erfüllt, die er provi-

1) Siehe das Referat im Botan. Centralbl. LXIV, p. 203 f. Die Ergebnisse sind inzwischen von Schenck, der die Präparate sah, in die 2. Auflage des Lehrbuchs von Strasburger, Schenck, Noll und Schimper aufgenommen worden.

2) G. Nadson, Ueber den Bau des Cyanophyceen-Protoplastes. Scripta botanica horti Petropolitan, Bd. IV, 1895. St. Petersburg 1895 (russisch mit deutschem Résumé). Referat im Botan. Centralbl. 1895, Bd. LXIII, p. 238 ff.

sorisch als „Füllsubstanz“ bezeichnet. Seine Form ist entweder dem Zellumriss ähnlich und regelmässig oder unregelmässig amöboïd.

Von körnigen Gebilden unterscheidet er zweierlei Arten, von denen er die eine als Chromatinkörner, die andere als Reservekörner bezeichnet. Die als Chromatinkörner beschriebenen, von sehr verschiedener Grösse und Zahl, finden sich in den Wabenwänden des Centralkörpers, jedoch nicht immer ausschliesslich in demselben, sondern es kommt auch häufig vor, dass einzelne dem Protoplasma eingelagert sind. Sie entsprechen den „rothen Körnchen“ Bütschli's, ausserdem aber auch den „Schleimkugeln“ Palla's. Die letztere Identificirung ist jedoch zweifellos unrichtig, da Palla's Schleimkugeln, wie er ausdrücklich hervorhebt, stets ausserhalb des Centralkörpers liegen.

Die zweite Sorte von Körnern, die er als „Reservekörner“ bezeichnet, entsprechen den „Cyanophycinkörnern von Borzi und Palla. Sie fungiren wahrscheinlich als Reservestoff, gleich der Stärke der Chlorophyceen. Bezüglich ihrer Lage stellt er fest, dass sie nur im peripheren Plasma vorkommen, bezüglich ihres Tinctionsverhältnisses giebt er an, dass sie sich mit Hämatoxylin blauviolett färben; er weicht also in dieser Beziehung von Bütschli's Anschauung ab, der eine Färbbarkeit der Cyanophycinkörner mit Hämatoxylin nicht beobachten konnte.

Bei der Zelltheilung findet nach Nadson durch das Fortschreiten der ringförmigen Querwand eine allmähliche Durchschnürung des Protoplasten und damit auch des Centralkörpers statt, der schliesslich in zwei sich meist abrundende Theile zerfällt. Bei *Merismopoedia* und besonders bei *Aphanocapsa* findet sich bei der Theilung nicht selten eine charakteristische Anordnung der Chromatinkörner; die meisten derselben lagern sich nämlich während der Durchschnürung in Form einer mehr oder weniger regelmässigen 8, die nach der Theilung in zwei Kreise zerfällt.

Bezüglich der Bedeutung des Centralkörpers enthält die Anschauung von Nadson, soweit sich aus den Referaten ersehen lässt, manches Widerspruchsvolle. Obwohl er ihn einerseits für ein nicht selbstständiges Gebilde, sondern nur für den centralen Localisationspunkt gewisser Stoffe in den mittleren Waben des Protoplasten hält, glaubt er doch, dass er dem Zellkern höherer Pflanzen entspreche, sich aber andererseits auch „durch die Unbeständigkeit seiner morphologischen Merkmale“ von ihm unterscheide.

Von weiteren inzwischen erschienenen Arbeiten ist noch die zweite ausführliche Mittheilung von Bütschli[1]) anzuführen, die im wesentlichen eine Bestätigung und einen Ausbau seiner früheren Anschauungen sowie eine Reproduction und genaue Beschreibung seiner in der Hauptsache schon 1890 angefertigten Präparate enthält. Ich bin auf die Arbeit im Text noch an einigen Stellen näher eingegangen.

Ebenfalls im vorigen Jahre erschien eine kritische Zusammenfassung über die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns von Zimmermann[2]). Sie zeigt aufs allerdeutlichste, wie wenig die Organisationsfrage der Cyanophyceen geklärt ist und welche Verwirrung besonders mit Bezug auf die körnigen Einschlüsse herrscht. Uebrigens verfällt, was bei der Masse von falschen Identificirungsversuchen nicht wundern kann, auch Zimmermann einem Irrthum, indem er die Chromatinkörner Nadson's mit den „rothen Körnchen" von Bütschli sowie mit den Schleimkugeln" von Palla und von Schmitz gleichsetzt.

Aus der Zusammenstellung der seither über die Organisationsverhältnisse der Cyanophyceenzelle geäusserten Anschauungen[3])

---

1) Bütschli, Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien im Anschluss an meine Abhandlung aus dem Jahre 1890. Leipzig. W. Engelmann, 1896.

2) Zimmermann, Morph. u. Phys. d. pflanzl. Zellkerns. Jena 1896.

3) Anm. des Herausgebers: Die 1897 erschienene umfangreiche Publication A. Fischer's, Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, Jena, ist hier vom Verf. nicht mehr berücksichtigt worden. Dass er jedoch die darin [illegible] vorgebrachten Gründe einer eingehenden Widerlegung unterziehen wollte, ergiebt sich aus folgender in den zur Arbeit gehörigen Papieren gefundenen Notiz: „Fischer macht als Haupteinwand gegen die Kernnatur des Centralkörpers das schreiende Missverhältniss zwischen seiner Grösse und der Zellgrösse geltend. Jedoch, nicht Zellgrösse und Kerngrösse sind vergleichbare und in einem Verhältniss oder Missverhältniss stehende Dinge, sondern nur Grösse des Kernes und Masse des zugehörigen Protoplasmas. In dieser Beziehung scheint mir eine Cyanophyceenzelle sogar ein besseres Verhältniss zwischen beiden zu besitzen als die angeführte (cf. Fischer, l. c., p. 71) Spirogyrenzelle mit ihrem dünnwandigen Protoplasmaschlauch, ihrem relativ grossen Kern und ihrem enormen Zellsaftraum. Man denke z. B. auch an junge Zellen am Vegetationspunkt und alte Zellen mit dünnem Primordialschlauch wie die der Schneebeeren! Abgesehen von gewissen Zellen bei *Gloiothrichia* fehlen die Zellsafträume den Cyanophyceen völlig. Auch der Vergleich zwischen verdauter *Spirogyra* und verdauter Phycochromaceenzelle (cf. Fischer, l. c., p. 20) muss als verfehlt betrachtet werden. Bei *Spirogyra* mit dünnem Protoplasmaschlauch und grossem Zellsaftraum ist ein Zusammensinken und Contraction des gesammten Inhaltes eine nothwendige Folge dieses Baues, bei dem vacuolenarmen, dichten

geht deutlich hervor, dass nicht einmal auch nur mit Bezug auf einen Zellbestandtheil eine Einigung hat erzielt werden können. In der Chromatophorenfrage, in der Frage vom Wesen, der Bedeutung und der örtlichen Lagerung der körnigen Einschlüsse der Zelle, sowie des Centralkörpers sind die Meinungsverschiedenheiten unter den einzelnen Forschern so gross, dass die geäusserten Anschauungen sich oft direct widersprechen. Es kann uns so schliesslich nicht wundern, wenn es auch noch in der neusten Zeit wiederum Vertreter giebt für die Ansicht, dass die Zellorganisation der Phycochromaceen nicht einmal eine Gliederung der Zellen in eine gefärbte Rindenschicht und in einen farblosen centralen Theil erkennen lasse, eine Anschauung, die seit Schmitz wenigstens von den übrigen Forschern gemeinsam als Thatsache anerkannt worden war.

II. Untersuchung des Zellbaues der Spaltalgen.

A. Die Hautgebilde der Spaltalgen.

Ehe ich mit der Beschreibung des Protoplasts der Phycochromaceen, seiner Organe bezw. Einschlüsse beginne, möchte ich die mehr beiläufig ausgeführten Beobachtungen über die Hautgebilde der Spaltalgen voranstellen.

Die Zellhautfrage der Spaltalgen beansprucht insofern einiges Interesse, als hier die Verhältnisse ausserordentlich viel klarer zu Tage treten wie bei den Spaltpilzen und die so gewonnenen Resultate auch von Bedeutung für die Untersuchung dieser der directen Beobachtung in Folge der Kleinheit ihrer Objecte sehr viel schwerer zugänglichen Gruppe sein müssen. Ausserdem ist ein Eintreten in die Discussion des Protoplasts nicht möglich, ohne dass man sich klar macht, was zum Hautorgan und was zum Plasmakörper zu rechnen ist.

Diese Scheidung ist in vielen Fällen nicht so einfach, wie es auf den ersten Augenblick den Anschein hat, und noch complicirter und schwieriger liegen die Verhältnisse bei den kleinen Formen der Spaltpilze; aber schon bei den Spaltalgen stehen einander

---

Protoplast der Phycochromaceen dagegen nicht. Es sind eben *Spirogyra* und *Oscillaria* im Verdauungsexperiment nicht durcheinander ersetzbar, da die eine grossen Zellsaftraum besitzt, die andere keinen. Auch gewöhnliche Fixirungsmittel, schon Alkohol oder Essigsäure, beweisen das."

verschiedene Ansichten gegenüber. So ist nach Borzi[1]) die Membran der Hormogonien die äusserste dichte Plasmaschicht, eine Auffassung, die von Gommont[2]) bestritten wird; Gommont unterscheidet zwischen „Scheide" und eigentlicher „Membran", die auch die Hormogonien umgiebt.

Ich glaube, dass es mit Bezug auf die homologen Verhältnisse bei den Spaltpilzen zweckdienlich sein dürfte, zwischen Gallerthülle und Scheide einerseits und eigentlicher Membran andererseits zu unterscheiden, auch wenn die beiden ersteren nicht jederzeit so scharf von der letzteren getrennt sind, wie dies im Stadium der Hormogonienbildung der Fall ist. Es würden dann die Gallerthüllen morphologisch den sog. „Kapseln" bei den Spaltpilzen entsprechen, die Scheiden den gleichnamigen Gebilden, über die bei den Spaltpilzen trotz ihrer weiten Verbreitung noch wenig bekannt ist; die eigentliche Zellmembran schliesslich würde derjenige Theil sein, von welchem sich der Protoplast in der Plasmolyse abheben lässt und der er im turgescenten Zustande dicht anliegt. Bei gewissen Oscillarien, so bei verschiedenen *Phormidium*-Arten, ist allerdings eine scharfe Trennung von eigentlicher Membran und Scheide nicht immer direct festzustellen.

Die Widerstandsfähigkeit gegen chemische Agentien haben verschiedene Forscher, in erster Linie Gommont und Macchiati[3]), veranlasst, die Zellmembran der Phycochromaceen in Beziehung zur Cuticula höherer Pflanzen zu bringen; letzterer setzt sie ihrer chemischen Natur nach sogar direct mit der Cuticularschicht höherer Pflanzen gleich, während Gommont sie eine Mittelstellung zwischen der Zellhaut der Pilze und der Cuticula höherer Pflanzen einnehmen lässt.

Gommont stützt seine Anschauung auf die Unlöslichkeit der Membran in Kupferoxyd-Ammoniak, auf die Widerstandsfähigkeit gegen conc. Säuren (33 % Chromsäure, conc. H_2SO_4, HCl, HNO_3) und conc. Alkalien; wogegen die Scheiden wenigstens in noch ungefärbtem Zustand grösstentheils in genügend conc. Säuren löslich sein sollen und deshalb in ihrer Zusammensetzung der Cellulose,

1) Borzi, Le communicazioni intracellulari delle Nostochinee (*Malpighia* an. I, fasc. 2).

2) Gommont, Recherches sur les enveloppes des Nostocacées filamenteuses (B. S. B. France, T. XXXV, 1888).

3) L. Macchiati, Nuovo Giornal. botan. Ital. XXII, p. 43—46.

deren Reactionen manche Scheiden bei Süsswasser- und Landformen zeigen, mehr oder weniger nahe stehen sollen.

Ich konnte nun bei den Scheiden von *Lyngbya aestuarii* und *membranacea*, *Microcoleus Lyngbyaceus*, deren Scheiden die Cellulosereaction nicht geben, feststellen, dass die Scheiden ebensowenig wie die Membran der Zellen in 33% Chromsäure oder in Eau de Javelle löslich sind; es besteht also kein durchgreifender chemischer Unterschied zwischen der Substanz der untersuchten Scheiden und der eigentlichen Zellmembran. Dagegen ist eine solche Differenz bei den Heterocysten führenden Spaltalgenformen leicht festzustellen bezüglich der chemischen Stoffe, welche die Membranen der Heterocysten und die der vegetativen Zellen zusammensetzen. Die Zellwand der Heterocysten besteht stets aus Cellulose. Zur Untersuchung daraufhin wurden die verschiedensten Gattungen der Nostocaceen *(Anabaena, Cylindrospermum, Rivularia, Gloiothrichia, Calothrix, Nostoc, Tolypothrix, Scytonema)* verwandt, deren Heterocysten bei Behandlung mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure und am besten bei Behandlung mit Jodphosphorsäure in allen Fällen eine intensive Violett- resp. Blaufärbung zeigten.

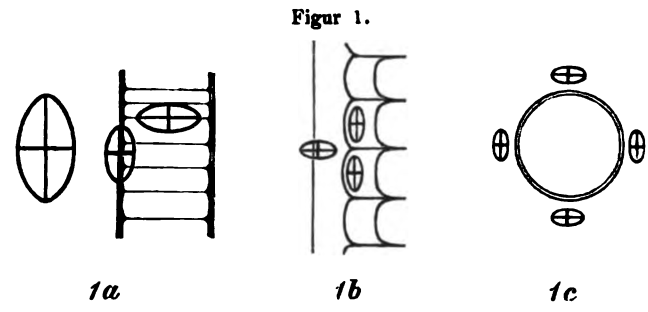
Die Anschauung von Gommont, dass die Zellmembran, resp. die von Macchiati, dass Zellmembran sowie Scheide aus einem Stoff bestehe, welcher der Cuticularsubstanz ähnlich oder mit ihr identisch sei, versuchte ich noch auf einem anderen Wege auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Ich untersuchte die Membran und die Scheiden auf ihr optisches Verhalten im polarisirten Licht. Cuticularisirte Membranen zeigen bekanntlich eine ziemlich starke Doppelbrechung und zwar sind die optischen Axen in diesen Membranen im allgemeinen umgekehrt orientirt wie in den aus Cellulose bestehenden Zellhäuten.

Die Untersuchung wurde in der Weise ausgeführt, dass das Material nach kurzem Erhitzen mit 30% Chromsäure oder nach Maceration mit verd. Eau de Javelle und nachherigem Auswaschen bei gekreuzten Nicols mit Zeiss E unter Einschaltung eines Gypsplättchens Roth I. Ordn. zur Erhöhung der Farbenintensität bei Auer'schem Glühlicht beobachtet wurde. Zum Vergleich wurde auch frisches Material herangezogen. Es ergab sich nun, dass die Scheiden sowohl wie die Zellmembranen sich optisch anisotrop verhielten.

Zuerst wurde das optische Verhalten von *Oscillaria limosa* untersucht. Die Zellhaut ist hier stark doppelbrechend; liegt der

Faden mit seiner Längsachse parallel zur längeren Achse des Elasticitätsellipsoids des eingeschalteten Gypsplättchen Roth I, so erscheinen die Längswände in Blau II. Ordn., also in Additionsfarbe, die senkrecht zur Längsachse des Oscillarienfadens gestellten Querwände der Zellen in Gelb-Orange I. Ordn., also in Subtractionsfarbe. Es geht daraus hervor, dass die Elasticitätsellipsoide im Oscillarienfaden in der in Fig. 1*a* eingezeichneten Weise orientirt sind, mit Bezug auf die Längsachse des Fadens also die Längswände der Zellen positiv, die Querwände negativ anisotrop sind. Vergleicht man damit das optische Verhalten der Cuticula, so findet man gerade das umgekehrte. Legt man beispielsweise einen Querschnitt durch ein Aloëblatt derart zwischen die gekreuzten Nicols, dass die Cuticula parallel zu der längeren Achse des Gyps-

Figur 1.



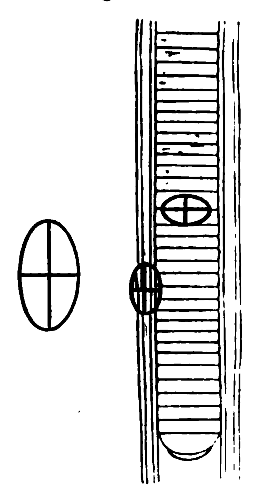
1a: Oscillar. limosa. Lage des Elasticitätsellipsoids in Längs- und Querwänden. — *1b: Aloe.* Blattquerschnitt. Lage der Achsen des El.-Ellips. in Cuticula und Zellwand. — *1c: Oscillar. limosa.* Orientirung der Achsen im optischen Querschnitt eines Fadens.

plättchens verläuft, so erscheint sie in Subtractionsfarbe, die anliegenden aus Cellulose bestehenden Parenchymzellwände dagegen in Additionsfarbe, die Ellipsen sind also wie in Fig. 1*b* einzuzeichnen.

Bei dem mit Chromsäure behandelten Material lassen sich einzelne Zellen leicht durch einen auf das Deckglas ausgeübten gelinden Druck isoliren, sie liegen dann, da sie kurz tonnenförmig sind, auf der flachen Seite und gestatten so einen optischen Querschnitt des Fadens einzustellen. Die längeren Achsen der Elasticitäts-Ellipsoide liegen in Richtung der Tangenten, die kürzeren in Richtung der Radien des kreisförmigen Zellquerschnittes (cfr. Fig. 1*c*). Gleiche Verhältnisse zeigte auch *Oscillaria Froehlichii.*

Zur Untersuchung über das optische Verhalten der Scheiden diente mir in erster Linie die grosse *Lyngbya aestuarii* neben einer auf der Insel Moen gesammelten, nicht näher bestimmbaren grossen *Lyngbya*-Species. Es stellte sich dabei heraus, dass diese Scheiden sich genau so verhalten, wie die Zellmembranen bei *Oscillaria limosa*. Mit Chromsäure macerirte Fäden zeigten in schönster Weise Doppelbrechung der Scheiden sowohl wie der Querwände der Zellen, wobei die Elasticitätsellipsen in derselben Weise wie bei den Zellmembranen von *Oscillaria limosa* orientirt waren; nämlich mit ihrer längeren Achse in der Scheide parallel zur Fadenlängsachse, in den Zellquerwänden senkrecht hierzu (cf. Fig. 2).

Figur 2.



Lyngbya aestuarii. Orientirung des Elasticitäts-Ellipsoides in Scheide und Querwand der Zelle.

Bei den Chromsäure-Macerations-Präparaten erschienen die nach Innen zu liegenden Schichten der deutlich geschichteten Scheiden am stärksten doppelbrechend, während die äusserste Schicht isotrop erschien. Bei zweistündiger Behandlung der Fäden von *Lyngbya aestuarii* mit verd. Eau de Javelle trat der völligen Entfärbung wegen die Doppelbrechung in noch schönerer Weise hervor. Beim Eintragen derselben in conc. Jodphosphorsäure, wobei keine Blaufärbung sich zeigte, quollen die Scheiden sehr stark auf. Interessant war dabei, dass die Quellung senkrecht zur Längsachse des Fadens erfolgte, also in Richtung der kurzen Achse des Elasticitäts-Ellipsoides, die Quellung der einzelnen Schichten war keine gleichmässige, vielmehr quoll eine zuvor äusserst dünne innerste, der Zellmembran dicht anliegende Schicht am stärksten, während die mittelste Schicht sich am wenigsten quellbar erwies. Bei der Quellung verengerte sich naturgemäss das Lumen der Scheiden und die Folge davon war ein Auspressen des Inhalts unter hohem Druck, der in künstlich erzeugten Hormogonien mit grosser Kraft von den quellenden Scheiden ausgestossen wurde.

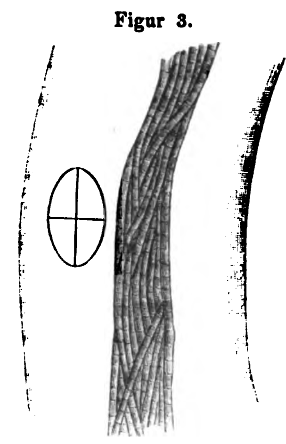
Diesen eigenthümlichen Quellbarkeitsverhältnissen kommt zweifellos eine hohe Bedeutung bei der Geburt der Hormogonien zu, die von irgend einer vitalen Thätigkeit unabhängig erfolgt, da sie ja bekanntlich auch beim Benetzen getrockneten Herbar-Materials eintritt.

Bei excessiver Quellung der Fäden nimmt ihre Doppelbrechung allmählich bis zum Verschwinden ab; es ist dies analog dem Verschwinden der Doppelbrechung bei dem Verschleimungs- oder Verquellungsprocess von Zellwänden höherer Pflanzen.

Körper von schleimiger und gallertartiger Constitution sind, soweit nicht Druck und Zug auf sie einwirkt, optisch inactiv und hiermit übereinstimmend fand ich die Schleimhüllen resp. Gallertschichten optisch indifferent.

Gloeocapsa montana sowie verschiedene andere mit mächtigen, geschichteten Gallerthüllen versehene Species zeigten weder frisch, noch nach Behandlung mit Chromsäure, die jedoch anscheinend reichliche Substanzmengen herauslöste, irgend welche Spur von Doppelbrechung [1]). Ebenso verhielten sich die Schleimmassen, in welchen die Zellfäden von *Nostoc* eingebettet sind; untersucht wurden daraufhin *Nostoc humifusum*, *Linckia*, *muscorum*, *sphaericum*. Auch die Gallertmassen von *Aphanothece stagnina* sowie anderer nicht näher bestimmter Chroococcaceen erwiesen sich als optisch inactiv [2]).

Figur 3.



Microcoleus Lyngbyaceus. Lage der Achsen in der stark entwickelten Scheide.

Wie die Scheiden von *Lyngbya* verhalten sich auch die Fadenbündel zusammenhaltenden Scheiden von *Microcoleus Lyngbyaceus*. Die längere Achse des Elasticitätsellipsoids liegt auch hier parallel zur Längsachse der Scheide. Die Scheiden sind stark doppelbrechend. (Fig. 3.)

Von Rivulariaceen habe ich die Scheiden bei *Rivularia atra plicatilis* und *Gloiothrichia Pisum* untersucht. Die Präparation mit Eau de Javelle liefert hier vorzügliche Resultate, die kugel- oder halbkugelförmigen Colonien lassen sich dann durch den leisesten Deckglasdruck in ihre einzelnen Fadenbüschel auseinanderlegen;

1) Dagegen hat Strasburger an *Gloeocapsa polydermatica* Doppelbrechung constatirt, wobei die Farbenvertheilung mit derjenigen nicht cuticularisirter Gewebe übereinstimmte, jedoch von geringerem optischen Effecte war (Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 213).

2) Eine Ausnahme hiervon machte der äusserste den Thallus begrenzende hyaline Gallertsaum bei *Nostoc sphaericum* Orientirung des Elasticitäts-Ellipsoides mit längerer Achse parallel zur Tangente des Thallus.

auch hier fand ich die Scheiden mit Bezug auf die Längsachse stark positiv. An mit Chromsäure behandelten und nur wenig gedrückten Colonien gelang es auch, senkrecht zur Fadenachse stehende Querschnitte der Scheide einzustellen; es liess sich dann die gleiche Orientirung des Elasticitäts-Ellipsoides constatiren, wie sie schon oben für Querschnitte von *Oscillaria* geschildert ist, also kürzere Achse in Richtung der Radien des optischen Querschnitts.

Auch bei den Scheiden von *Calothrix scopulorum* war in gleicher Weise wie bei den bisher angeführten Beispielen die Orientirung der längeren Achse parallel zur Fadenlängsachse.

Der Grad der Doppelbrechung bei den Scheiden war keineswegs stets der gleiche. Am stärksten fand ich die geschichteten Scheiden bei den *Lyngbya*-Formen und bei *Microcoleus*, dagegen die dünneren Scheiden des *Phormidium Corium* nur sehr schwach doppelbrechend, in allen daraufhin untersuchten Fällen wurden jedoch die Scheiden optisch activ gefunden. Dagegen muss ich erwähnen, dass ein Gleiches nicht für die eigentliche, die Zelle umgrenzende Membran festgestellt werden konnte.

Während bei *Oscillaria limosa*, *Froehlichii* und einigen andern nicht näher bestimmten Oscillarien ebenso wie bei den Quer- und Längszellwänden der Lyngbyen die Doppelbrechung eine ausserordentlich starke war, konnte bei den sehr feinfädigen *Oscillaria*-Zellen, sowie bei den einzelnen von der Scheide umgebenen Zellfäden von *Microcoleus*, ferner bei den eigentlichen Zellmembranen der Rivulariaceen- und Nostocaceenzellen eine Doppelbrechung nicht constatirt werden[1]). Eine höchst bemerkenswerthe Ausnahme hiervon machten aber die Zellwände der Heterocysten, die sich ja auch durch das stete Vorkommen von Cellulose in ihrer Membran von den übrigen Zellen eines Fadens unterscheiden. Rücksichtlich der Orientirung der Elasticitäts-Ellipsoide weichen aber die Zellwände der Heterocysten in sehr wesentlicher Weise von den seither betrachteten anisotropen Gebilden ab, insofern, als die längere Achse derselben stets senkrecht, also nicht parallel wie dort, zur Fadenachse gestellt sind. Es erscheinen so beispielsweise bei *Calothrix* die parallel zur Fadenachse liegenden Längswände der Heterocysten in Subtractionsfarbe, die anliegende Scheide in Additionsfarbe, wenn die Fadenachse parallel zur Achse des Gypsplättchen einsteht (cf. Fig. 4 und 5).

1) Sehr wohl möglich ist aber, dass die Doppelbrechung nur der ausserordentlich geringen Dicke dieser Zellwände halber nicht feststellbar ist.

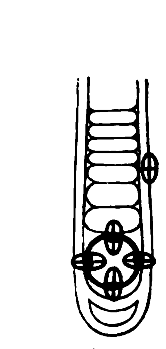
In dem optischen Verhalten der Scheiden und Zellmembranen konnte nach dem Geschilderten keine Stütze für die Anschauung Gommont's, Marcchiati's und Borzi's gefunden werden, wonach die Membranen resp. Scheiden aus mit der Cuticularsubstanz vergleichbaren oder identischen Substanzen bestehen sollten.

Eine besondere Eigenthümlichkeit cuticularisirter Membranen ist nun aber die von Ambronn[1]) beobachtete Thatsache, dass die Doppelbrechung der Cuticularlamellen beim Erhitzen über 100° verschwindet, beim Erkalten wieder eintritt. Es beweist dies eine bestimmte Orientirung der die Doppelbrechung verursachenden Substanzen, deren Theilchen diese bestimmte Lagerung einbüssen, wenn sie über ihren Schmelzpunkt erhitzt werden.

Figur 4.

Nostoc sphaericum.
Optischer Längsschnitt durch eine Heterocyste. Lage der Längsachsen radial.

Figur 5.



Calothrix scopulorum.
Orientirung der Achsen in Heterocyste und Scheide.

Ich versuchte nun, ob Fäden von *Lyngbya aestuarii*, die zuvor mit Eau de Javelle behandelt und in schönster Weise optisch activ waren, beim Erhitzen mit Glycerin und sofortiger Beobachtung die Doppelbrechung nicht mehr zeigen. Allein auch in diesem Punkte ergab sich keine Uebereinstimmung zwischen dem Verhalten der Cuticularlamellen und der *Lyngbya*-Scheiden; die Doppelbrechung blieb auch beim Erhitzen auf den Siedepunkt des Glycerins erhalten und die ausserordentliche Resistenzfähigkeit der Scheiden und Membranen bei den Phycochromaceen musste somit zweifellos durch andere Körper vermittelt werden als bei den sog. cuticularisirten

1) Ambronn, Berichte d. D. botan. Ges., 1888, p. 226.

beziehungsweise verkorkten Membranen. Erwähnt sei ferner noch, dass auch die von Correns[1]) beschriebene Cuticula-Reaction mit alkohol. Chlorophylllösung bei gereinigtem *Lyngbya*-Material sowie bei Nostocaceen und *Oscillaria limosa* nicht eintrat.

Es gelang aber, diesen Körper näher zu definiren. Zunächst suchte ich die Scheiden und Zellhäute in möglichster Reinheit zu gewinnen. Zu diesem Zweck schlug ich folgende Methode ein. Lebendes Material von *Lyngbya* resp. *Oscillaria limosa* wurde mit verd. HCl behandelt; hierbei löste sich der in den Schleimschichten stets als anorganischer Paarling gebundene kohlensaure Kalk[2]) heraus. Nach sorgfältigem Waschen wurde das Material dann mit 10 % Kalilauge gekocht, wodurch der grösste Theil der Eiweissstoffe entfernt wird. Nach abermaligem Auswaschen werden dann die Fäden mit Wasser erhitzt und unter Zugabe von pulverförmigem Kaliumpermanganat bis zur totalen Oxydation der Inhaltsstoffe gekocht. Nach dem Abspülen der überschüssigen Manganlösung wird das Material in eine grössere Menge ca. 1 : 3 verdünnter Salzsäure gebracht. Nach ca. 24stündigem Stehen bei gewöhnlicher Temperatur sind die abgeschiedenen Manganoxyde herausgelöst, und das so gereinigte Material stellt nunmehr vollkommen weisse durchscheinende Fäden resp. Zellhäute dar.

In den gewöhnlichen Lösungsmitteln sind dieselben unlöslich, ebenso in gewöhnlicher HCl, H_2SO_4, HNO_3, werden dagegen wie das in thierischen Membranen vielfach vorkommende Chitin, das dieselben Eigenschaften zeigt, von conc., bei 0° gesättigter Salzsäure gelöst. Beim Verdünnen der Lösung und Abstumpfen mit verd. Ammoniak fällt reines schneeweisses Chitin in Pulverform aus. Beim Kochen mit Salz- oder Schwefelsäure, Fällen mit Aether-Alkohol liefern sie die charakteristischen Krystalle des salzsauren resp. schwefelsauren Glykosamin. Die Membranen und Scheiden bestehen somit in der That aus dem bekanntlich äusserst widerstandsfähigen Chitin und dieser Substanz, nicht Cuticular-

---

1) Correns, Sitz.-Ber. der Acad. d. Wiss., Wien, M.-N. Cl., Bd. XCVII, 1888, p. 658.

2) Auch bei den Nostocaceen ist in der Schleimhülle stets Calciumcarbonat gebunden; speciell constatirt wurde dies bei *Anabaena*, *Nostoc*, *Gloeocapsa*, ferner bei *Rivularia* und verschiedenen Oscillarien; bei letzteren manchmal in grossen Mengen, so dass es hier unter Umständen zur Ausscheidung von Kalkmassen kommt (cfr. auch Cohn, Ueber die Entstehung von Kalk und Kieselgestein durch Vermittelung von Algen. Schles. Ges. f. vat. Kultur, 70. Bd., 1892, p. 77—79).

substanzen verdanken die Scheiden und Membranen ihre Resistenzfähigkeit und ihre Doppelbrechung.

Erwähnt sei schliesslich noch eine zweite Methode zur Darstellung reiner Häute und Scheiden; sie beruht auf der Behandlung der Fäden mit conc. Salpetersäure unter Zusatz von chlorsaurem Kali bei gelinder Wärme. Es bleiben nach der kräftigen Reaction und dem Verdünnen des Gemisches nur die aus reiner Cellulose und Chitin bestehenden Theile zurück. Die auf diese Weise gereinigten Fäden von *Lyngbya aestuarii* färbten sich mit Jodphosphorsäure nur gelblich braun nicht blau und enthielten also auch keine maskirte Cellulose, wie es z. B. bei den verholzten Membranen der Fall ist.

An der Gallert- oder Schleimhülle betheiligen sich vorwiegend Stoffe, welche, ohne dass sie übrigens genügend bekannt und studirt sind, heutzutage als „Pectinstoffe" bezeichnet werden. Mit Ruthenammoniumoxyd („Rutheniumroth"), dem Mangin'schen Reagens [1]) auf Pectinstoffe, färbten sich in etwa 0,03—0,05 % Lösung die Gallerthüllen von *Gloeocapsa montana* und anderen Species intensiv fuchsinroth; die Färbung kann durch leichtes Erwärmen beschleunigt werden. Es tritt dabei die Schichtung der Schleimhüllen überaus deutlich herver. Die jüngsten (innersten) Schichten färbten sich am stärksten.

Ebenso färbte sich die Gallerte von *Nostoc*-Arten und von *Aphanothece*. Es scheint ferner ein Theil der Zellhäute, soweit sie nicht aus Chitin oder Cellulose bestehen, solche Pectinstoffe zu enthalten.

So färbten sich die Membranen der vegetativen Zellen von *Sphaerozyga oscillarioides* intensiv roth, die Heterocysten dagegen nicht, ebenso nur das Endospor, dagegen nicht das Exospor der Sporenzellen. Bei den untersuchten Scheiden von *Lyngbya* färbten sich die vergallertenden Theile, besonders die stark quellbare Innenschicht. Dagegen färbten sich die mächtigen, die Fadenbündel umgebenden Scheiden von *Microcoleus lyngbyaceus* absolut nicht; da sie sich auch mit Jodphosphorsäure nicht färben, so enthalten sie weder Cellulose noch Pectinstoffe und bestehen somit aus reinem Chitin.

Paragalactanartige Substanzen wurden nach 48stündigem Liegenlassen von *Lyngbya*, *Rivularia*, *Gloeotrichia*, *Nostoc* und *Gloeocapsa*

---

1) Mangin, Compt. rend. de l'Acad. d. sciences Paris. L. 116, 1893, p. 653.

in alkoholischer Phloroglucinlösung beim Erhitzen mit HCl nicht aufgefunden.

Die Membran der Sporen, an der ein deutliches Exo- und Endospor zu unterscheiden ist, verhält sich — indess nur im reifen Zustand — optisch und chemisch verschieden von den Membranen vegetativer Zellen.

Mit Bezug auf die Längsachse des Fadens fand ich sie negativ bei *Cylindrospermum*. Charakteristisch ist, dass nach der Gramschen Methode sich die reiferen Sporen von *Anabaena torulosa*[1]) wie verkorkte Membranen oder Pilzsporen blau färbten und zwar merkwürdiger Weise das Endospor stärker als das Exospor, während die Heterocysten sowie die Membranen der vegetativen Zellen dabei entfärbt wurden.

B. Der Protoplast und die Chromatophorenfrage.

Im turgescenten Zustande der Zellhaut dicht anliegend erscheint der Protoplast der Phycochromaceen seiner ganzen Masse nach gleichmässig gefärbt, nur in der Mitte der lebenden Zelle lässt sich bei genauer Einstellung auf den optischen Längsschnitt eine centrale ungefärbte, häufig mehr oder weniger kugelige oder elliptische Partie erkennen, welche den sogenannten Centralkörper darstellt. Durch Plasmolyse lässt sich der Zellinhalt in den meisten Fällen leicht von der Membran loslösen, doch erfolgt dieses Abheben in der Regel nicht an allen Punkten der Peripherie gleichzeitig und gleichmässig, sondern meist mehr oder weniger ungleich, so dass der Protoplast in Gestalt convexer Schalen von der Wand zurücktritt.

Die eigenartigen Farbentöne der Phycochromaceenzellen werden nun durch keinen einheitlichen Farbstoff erzeugt, sondern verdanken ihren bald blauen, blaugrünen, spahngrünen, bald braun oder braunvioletten, bald pfirsichblüthfarbenen Ton verschiedenen Farbgemischen. Der hervorragendste Component desselben, in allen Formen nachweisbar, ist das Chlorophyll, dessen Vorkommen schon von Cohn[2]) festgestellt worden ist. Neben Chlorophyll findet sich dann noch häufig ein gelbbrauner Farbstoff, das Phycoxanthin, und

---

1) Fixage des verwandten Materials mit SO_2 + Alkohol.

2) Cohn, Beiträge zur Biologie der Phycochromaceen. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. III, 1867.



in allen Formen, die pfirsichblüthfarbigen ausgenommen[1]), ein rein hellblauer Farbstoff, das Phycocyan, das in Verbindung mit den übrigen den blaugrünen und braunvioletten Formen ihr eigenartiges Aussehen verleiht und nächst dem Chlorophyll der wichtigste und verbreitetste Farbstoff der Phycochromaceen ist.

Durch Molisch[2]) ist dieser eigenthümliche, schon von Cohn eingehend studirte Farbstoff in reiner krystallisirter Form dargestellt und als gefärbter, krystallisirbarer Eiweisskörper charakterisirt worden. Er diffundirt beim Abtödten der Algen durch Zusatz einiger Tropfen Schwefelkohlenstoff zum Wasser in dieses heraus und lässt sich aus der blauen Lösung durch Ammonsulfatzusatz abscheiden.

Ich habe die Resultate Molisch's nachgeprüft und kann sie in allen Punkten bestätigen. Ich fand, dass ausser Schwefelkohlenstoffwasser frisch hergestelltes Chloroformwasser[3]) sich als ein ausgezeichnetes Mittel zur Extraction des Phycocyans erwies.

Ausserordentlich charakteristisch für die im durchfallenden Lichte kupfersulfatblaue Lösung des Phycocyan ist die aussergewöhnlich starke, prachtvoll carminrothe Fluorescenz im auffallenden Licht, die wie alle Fluorescenzerscheinungen besonders schön zu beobachten ist, wenn man mittelst einer Sammellinse ein Strahlenbüschel durch die Lösung schickt. Durch Alkohol wird das Phycocyan, wie schon Cohn feststellte, aus der Lösung gefällt, aber gleichzeitig verändert. Die Lösung wird dadurch, ebenso wie beim Erwärmen opalisirend, trübe und farblos. Es ist das der Grund dafür, weshalb nach der Behandlung lebender blaugrüner Algenmasse mit 96 % Alkohol, wobei das Chlorophyll in Lösung geht, die Fäden nicht rein blau, sondern farblos oder schwach gelblich erscheinen.

Im alkoholischen Extract von mit kochendem Wasser getödteten Algenmassen[4]) liess sich der herausgezogene Farbstoff durch die

---

1) Untersucht habe ich daraufhin *Spirulina versicolor* aus der Ostsee in der rothen Form.

2) Molisch, Das Phycocyan, ein krystallisirbarer Eiweisskörper. Bot. Ztg., 1895, p. 131 ff.

3) Durch mehrfaches Schütteln des Chloroforms mit Wasser und Abgiessen desselben HCl-frei erhalten.

4) *Oscillaria limosa*, *Anabaena torulosa*, *Nostoc* und *Gloeocapsa* wurden auf diese Weise untersucht.

granatrothe Fluorescenz und die Zerlegbarkeit mittelst Benzols in Xanthophyll und Cyanophyll als Chlorophyll diagnosticiren.

Die Frage nun, ob in den Zellen der Phycochromaceen **geformte Träger** dieser Farbstoffe vorhanden sind oder nicht, ist meiner Ansicht nach bisher insofern nicht ganz präcis gestellt worden, als sie nicht für jeden einzelnen Farbstoff gesondert gestellt und untersucht wurde; denn es schien mir von vornherein nicht ausgeschlossen, dass geformte kleine grüne Chlorophyllkörner bei dichter Lagerung eventuell durch eine starke, diffuse Färbung des Protoplasten mit Phycocyan verdeckt werden könnten.

Wie z. Th. schon aus dem historischen Abschnitt hervorgeht, stehen sich heute noch folgende Ansichten gegenüber: Die Annahme

1. einer völlig diffusen Vertheilung „des" Farbstoffes im Protoplasma (Nägeli, Schmitz, Zacharias und die Lehrbücher),
2. eines wabigen Baues der Rindenschichte mit Einlagerung des Farbstoffes in den Wabenwänden (Palla, Bütschli),
3. eines netzförmig durchbrochenen, die Zelle belegenden Plättchens (Deinega),
4. eines Gebundenseins des grünen Farbstoffes an Grana, die einem farblosen Fibrillensystem eingelagert sind und den von Arthur Meyer im Chlorophyllkörper gefundenen Grana entsprechen, während der blaue Farbstoff im Zellsaft enthalten ist (Hieronymus).

Ich legte mir nun in erster Linie die Frage vor, in welcher Form der Chlorophyllfarbstoff in der Zelle enthalten sei und benutzte zu ihrer Entscheidung die Löslichkeit des Phycocyan in Schwefelkohlenstoff- und Chloroformwasser. Das beste Material sind für diese Untersuchungen die dickfädigen Oscillarien, mir standen speciell hierzu *Oscillaria limosa*, *Froehlichii*, *irrigua* zur Verfügung.

Nach 24—48stündigem Einlegen der Fäden von *Oscillaria Froelichii* oder *limosa* in Chloroformwasser war der blaue Farbstoff herausdiffundirt[1]); das Material besass ein chlorophyllgrünes oder gelbgrünes Aussehen. Die Untersuchung bei 1500facher Ver-

1) Bei *Oscillaria Froelichii* und auch bei vielen anderen Phycochromaceen documentirt sich die erste Einwirkung des Abtödtungsmittels in einer Diffusion des Phycocyans aus der Rindenschicht in den Centralkörper, der den Farbstoff speichert und intensiv blau gefärbt erscheint, später jedoch ausgesüsst wird.

grösserung[1]) und Auer'schem Glühlicht mit Kupfersulfatfilter oder intensiverem Tageslicht ergab, dass der Chlorophyllfarbstoff kleinen runden Plastiden eingelagert war, die dichtgedrängt das farblose Plasma erfüllten. Am leichtesten sind sie an den Querwänden zu sehen, da hier bei den Formen mit kurz tonnenförmigen Zellen sich nur vereinzelte finden; die Beobachtung von dieser Seite aus erreicht man, indem man einen leichten schiebenden Druck auf das Deckglas ausübt, so dass die Fäden zum Theil in ihre einzelnen Zellen zerfallen, die sich dann auf die Breitseite legen.

Das peripher liegende Protoplasma erscheint dann dicht erfüllt. Stellt man nun auf die Oberseite des Protoplasten ein, so drängen sich die gelbgrünen Körner in der Peripherie dicht zusammen, während ihre Zahl nach dem Centrum zu, unter welchem der farblose Centralkörper durchschimmert, immer mehr abnimmt. Sie liegen hier nur zerstreut zwischen den grossen, an diesen Stellen meist in Menge vorhandenen, matt ölartig glänzenden Cyanophycinkörnern, die zum Theil hier als scharf begrenzte und wohl ausgebildete Krystalloide sichtbar werden. Aus den eigenthümlichen Lagerungsverhältnissen der grünen Grana an den Längswänden, der Cyanophycinkörner an den Querwänden giebt sich die Tendenz des Protoplasten kund, die assimilatorisch thätigen Elemente, denn als solche müssen die Grana unzweifelhaft aufgefasst werden, an diejenigen Stellen der Zelle zu bringen, welche im Fadenverband vom Licht getroffen werden.

Auch bei *Gloeocapsa montana* und einer anderen Species, sowie bei *Nostoc muscorum* waren die grünen Grana durch Behandlung mit CS_2- oder $CHCl_3$-Wasser sichtbar zu machen.

In allen Fällen war aber von einer bestimmten Lagerung derselben nichts zu beobachten; sie erfüllten die periphere Rindenschicht sehr dicht und lagen anscheinend regellos in einem farblosen Protoplasma eingebettet. In einigen Fällen schien mir ein äusserst dünner Saum von Protoplasma die grünen Körner von der Zellwand zu trennen, doch war derselbe nicht in allen Fällen mit Sicherheit festzustellen, muss aber auch wohl hier als vorhanden angenommen werden. Dagegen konnte an *Oscillaria limosa* bei Betrachtung von der Querwand aus ein ziemlich breiter farbloser Plasmasaum zwischen Centralkörper und der grüne Grana führen-

1) Alle meine Untersuchungen sind mit einem vorzüglichen Zeiss'schen Apochromaten (3 mm Homog. Immers. Apert. 1,3) ausgeführt.

den Schicht festgestellt werden, der häufig buchtig oder zackig in diese Schicht vorsprang und in einigen Fällen durch äusserst feine farblose Plasmastränge mit dem peripheren Hyaloplasma in Verbindung stand. Auch bei *Gloeocapsa* konnte ich diese farbkörperfreien Plasmastränge beobachten, die im Centrum zu einer Plasmatasche zusammenlaufen, in der dann der Centralkörper in ähnlicher Weise wie der Kern bei *Spirogyra* aufgehängt erscheint. Diese Verhältnisse dürften wohl zu der Anschauung von „durchbrochenen Plättchen“ geführt haben.

Hatte die Herauslösung des Phycocyan ergeben, dass der Chlorophyllfarbstoff an kleine Körner gebunden und nicht als „formloses Chlorophyll“ in diffuser Vertheilung im Protoplasma vorkommt, so entstand weiter die Frage, in welcher Weise das Phycocyan in der Zelle enthalten sei. Da an den frischen Fäden von *Oscillaria limosa* selbst mit Apochromat kein Aufschluss hierüber zu bekommen ist, die Fäden vielmehr gleichmässig blaugrün erscheinen, so versuchte ich das Phycocyan am Orte seines Vorkommens in der Zelle zu fixiren.

Ich verwandte dazu gesättigte Lösungen von Magnesiumsulfat oder Ammonsulfat, die mit CS_2 oder $CHCl_3$ geschüttelt waren, mit nahezu gleich gutem Erfolg, möchte aber ersterem den Vorzug geben. Bringt man in eine solche mit Schwefelkohlenstoff versetzte gesättigte Magnesiumsulfatlösung frische Fäden von *Oscillaria limosa*, so tritt selbst nach mehreren Monaten keinerlei Exosmose des Phycocyan ein, die Fadenbüschel bewahren das grünschwarze Aussehen frischer Algenmassen. Nach 24—48stündigem Verweilen in der Lösung zeigten die einzelnen Fäden bei schwacher Vergrösserung das Aussehen frischer Fäden, nur erschien die ziemlich homogen blaugrüne Rindenschicht im Vergleich zu der frischer Fäden undeutlich punktirt. Bei Anwendung des Apochromaten zeigte aber schon Ocul. 8, dass diese Punktirung von ganz distincten, sich scharf von der farblosen protoplasmatischen Grundmasse absetzenden Farbkörpern erzeugt war. Und zwar ist das Bild, welches man nach Einwirkung der Magnesiumsulfatlösung erhält, ausserordentlich viel schärfer als bei Behandlung der Fäden mit reinem Schwefelkohlenstoff oder Chloroformwasser.

Die Grana erscheinen nunmehr als blaugrün gefärbte rundliche Körnchen, und es geht somit zweifellos daraus hervor, dass das Chlorophyll und das Phycocyan gleichzeitig in ein und demselben Farbkörperchen enthalten sind, und dass demnach

bei diesen Farbstoffträgern ganz derselbe Fall wie bei denen der Rothalgen gegeben ist, bei welchen ja auch durch einen krystallisirbaren Eiweisskörper, das rothe Phycoerythrin[1]), die grüne Farbe der Plastiden verdeckt wird.

Es fragt sich nun, ob man nach den geschilderten Resultaten noch berechtigt ist, den gesammten gefärbten Rindentheil als ein in sich geschlossenes Chromatophor, die blaugrün gefärbten Grana dann als die feineren Structurelemente dieses Chromatophors aufzufassen. Ich habe seither diese blaugrünen Farbstoffträger mit dem indifferenten Ausdruck Grana oder Körperchen bezeichnet, stehe jedoch auf Grund dieser Untersuchungen keinen Augenblick an, in ihnen selbst die Chromatophoren der blaugrünen Algen zu erblicken und sie als Cyanoplasten, als die Plastiden der Cyanophyceen, den Autoplasten einzureihen.

Bestärkt wurde ich in dieser Ansicht durch die Beobachtung, dass bei *Spirogyra*-Zellen, welche sich in den Präparaten zerstreut vorfanden und dieselbe Behandlung erfahren hatten, im spiralförmig gewundenen Chromatophor keinerlei ähnliche Körnergebilde durch Magnesiumsulfatbehandlung sichtbar wurden; vielmehr trat das Chromatophor als scharf gegen das übrige Plasma abgegrenztes, mit Ausnahme der Pyrenoide homogen grün gefärbtes — jedenfalls nicht aus grünen Granulis bestehendes Gebilde — mir entgegen.

Verschiedentlich, so bei *Oscillaria limosa* erschienen einzelne Cyanoplasten nicht rund, sondern mehr oder weniger länglich eiförmig zu sein. Bisquitförmige Einschnürungen habe ich jedoch nicht beobachten können. Es ist möglich, dass ich hier Theilungsstadien vor mir hatte. Bei der Schwierigkeit solcher Beobachtungen und der Unmöglichkeit, in der lebenden Zelle die Cyanoplasten sehen und so den Theilungsvorgang derselben schrittweise verfolgen zu können, möchte ich jedoch diesen Befunden kein allzu grosses Gewicht beilegen und halte sie noch für ergänzungsbedürftig durch speciell darauf gerichtete Untersuchungen.

Der Grund für das Deutlichwerden der Cyanoplasten durch Behandlung mit conc. Salzlösungen beruht nicht allein in der fällenden Wirkung dieser Reagentien auf die Chromoglobuline, sondern es lässt sich leicht feststellen, dass besonders das Magnesium-

1) H. Molisch, Das Phycoerythrin, seine Krystallisirbarkeit und chemische Natur. Bot. Ztg., 1894, p. 177.

sulfat eine quellende Wirkung ausübt auf die protoplasmatische Grundmasse. Quillt die farblose plasmatische Zwischensubstanz, der die einzelnen sich zuvor dicht berührenden Cyanoplasten eingebettet sind, so entfernen sich dieselben von einander und können damit als distincte Gebilde leicht erkannt werden.

Bei der Wirkung des Magnesiumsulfat möchte ich noch hervorheben, dass auch der Centralkörper ausserordentlich scharf und deutlich durch dasselbe hervortritt und zwar findet, wie dies für die Chromatinkörner der Zellkerne höherer Pflanzen bekannt ist[1]), gleichzeitig eine Lösung der körnigen Gebilde des Centralkörpers durch die conc. Magnesiumsulfatlösung statt, so dass — besonders schön bei den langzelligen kleineren Oscillariaceen, z. B. bei *Oscillaria splendida* und *Oscillaria subuliformis* mit $MgSO_4$-Chloroformwasser — der Centralkörper als ungefärbtes, hyalines, stark lichtbrechendes und homogen erscheinendes Gebilde sich scharf begrenzt von dem die intensiv blaugrünen Cyanoplasten führenden Protoplasma abhebt. Uebrigens theilt der Centralkörper diese Eigenschaft, durch $MgSO_4$ als ausserordentlich scharfes Gebilde hervorzutreten, mit dem Zellkern, wie das an *Spirogyra*-Zellen in den Präparaten sehr schön zu sehen war.

Die Cyanoplasten bleiben jedoch nicht dauernd in der Magnesium- oder Ammonsulfat-Lösung gleich gut sichtbar; es stellt sich vielmehr besonders bei letztere eine gelbliche, ölartig lichtbrechende Tropfenausscheidung ein, welche schliesslich, zusammen mit einem Verquellen der Cyanoplasten-Grundsubstanz, die Beobachtung derselben verhindert. Man muss also durch öftere Entnahme einer Probe für andere Species den geeigneten Zeitpunkt der Beobachtung ausfindig machen; für die dickfädigen Formen, *Oscillaria limosa* und *Froehlichii* fand ich, dass die Cyanoplasten am besten zwischen einer 24 bis 48stündigen Salzbehandlung sichtbar waren.

Vorsichtshalber möchte ich noch auf einen weiteren Punkt aufmerksam machen, nämlich darauf, dass es nicht gelingt, mittelst Magnesium- oder Ammonsulfat und Chloroform oder Schwefelkohlenstoff die Cyanoplasten von Gloeocapsen mit dicken Gallerthüllen oder von Lyngbyen mit dicken Scheiden zu fixiren. Nach dem 24 oder 48stündigem Einlegen dieser Objecte in die genann-

1) Lösung des Chromatins durch $MgSO_4$-Lösung. cfr. Strasburger, Bot. Pract., p. 589.

ten Lösungen kann man nämlich zumeist die Beobachtung machen, dass die Zellen mehr oder weniger diffus blau gefärbt sind und dass besonders die Centralkörper das in die Zelle ausgetretene Phycocyan in grossen Mengen gespeichert haben. Es kommt das aber daher, dass die Gallerthüllen und Scheiden für die Salzlösungen ganz ausserordentlich schwer durchlässig sind, ebenso von innen nach aussen für die Phycocyanlösung, dass andererseits aber das zugesetzte Chloroform oder Schwefelkohlenstoff sehr viel rascher herein dringt und dass sich deshalb die Zellen gerade so verhalten, als ob sie mit reinem Chloroform oder CS_2 Wasser abgetödtet worden wären. Es ist jedoch selbstverständlich, dass diese Ausnahmen, die sich ja von selbst erklären, die oben für die dickfädigen Oscillarien mitgetheilten Resultate in keiner Weise einschränken.

Wie aus dem kritisch-historischen Theil dieser Arbeit und der Uebersicht zu diesem Abschnitt ersichtlich ist, wurde auch schon von Hieronymus die Ansicht ausgesprochen, dass „der Farbstoff" der Cyanophyceen an „kleine chlorophyllgrüne Grana gebunden sei, welche einer farblosen homogenen Grundmasse eingebettet seien". „Auch kann man erkennen, dass der blaue Farbstoff im Zellsaft gelöst sei." Es ist nicht ganz klar, was Hieronymus hiermit meint, und gegen die missbräuchliche Anwendung des Begriffes „Zellsaft", wenn Hieronymus darunter die die gesammte Zelle oder die gefärbte Rindenschicht durchdringende Flüssigkeit gemeint haben sollte, hat in diesem Fall dann Zacharias berechtigten Einspruch erhoben. Jedenfalls scheint mir soviel sicher, dass Hieronymus, wie er auch ausdrücklich betont, die grünen Grana nicht für die Chromatophoren selbst, sondern für den bekannten Arthur Meyer'schen Grana der Chlorophyllkörper höherer Pflanzen entsprechende kleinste Formelemente der Chromatophoren ansieht. Hieronymus kommt somit zu der Anschauung, die gesammte gefärbte Rindenschicht als Chromatophor aufzufassen.

Es ist nicht unmöglich, dass Hieronymus in seinen Grana dasselbe gesehen hat wie ich[1]). Jedenfalls gehen die beiderseitigen Deutungen der Befunde weit auseinander und von einer fibrillenförmigen Anordnung der „Grana" resp. meiner Cyanoplasten konnte ich auch bei meinen besten Präparaten nichts entdecken. Uebrigens

1) cf. seine Fig. 26 und 23. Auch hat Hieronymus verschiedentlich mit 6—10 % Kochsalz operirt.

beruht, wie ich im Folgenden zeigen werde, auch die „fibrillenförmige Structur“ des „abwickelbaren“ Centralkörpers, die Hieronymus gesehen hat, auf Irrthum. Ausserdem geht aus den oben angeführten Versuchen mit Magnesium- und Ammonsulfat hervor, dass das Phycocyan nicht im „Zellsaft“, sondern direct in den kleinen blaugrünen Chromatophoren enthalten ist, so dass selbst für den Fall der Identität der Hieronymus'schen Grana und meiner Cyanoplasten in den beiderseitigen Anschauungen keinerlei Berührungspunkte bestehen.

C. Assimilation und Assimilat.

Wie die Phycochromaceen sich durch das Vorkommen eines ganz besonderen, das Chlorophyll verdeckenden Farbstoffes vor den grünen Pflanzen auszeichnen, so nehmen sie auch bezüglich des Assimilates eine Sonderstellung ein. Schon Priestley[1]) hat nachgewiesen, dass die von Oscillarien entwickelte Luft hauptsächlich aus Sauerstoff besteht und Saussure[2]) stellte fest, dass die Oscillarien nur mit Hilfe des Lichts, dagegen nicht im Dunkeln oder des Nachts Sauerstoff erzeugen.

Auch Cohn[3]) konnte bei Zersetzung der Kohlensäure durch *Spirulina* aufgefangene Gasbläschen als Sauerstoff bestimmen. Insofern verläuft der Vorgang der Kohlensäurezersetzung bei blaugrünen und grünen Pflanzen gleich. Dagegen ist es bis jetzt nicht gelungen, Stärke[4]) oder einen stärkeähnlichen[5]) Stoff bei den Phycochromaceen als Produkt dieser Kohlenstoff-Assimilation aufzufinden.

Es ist nun schon seit langem bekannt, dass in den Zellen der

---

1) cf. Kützing, Phycolog. generalis, p. 90.

2) cf. Vaucher, Histoire des Conferves, p. 1888.

3) Cohn, Beiträge z. Biologie d. Phycochromaceen. Ztschr. f. mikr. Anat., Bd. III, 1867, p. 11.

4) Borzi beschreibt in den Sporen von *Nostoc peloponesiacum*. Körperchen, die die Jodreaction der Stärke geben sollen. Er scheint sich jedoch hierin geirrt zu haben (Nuovo Giornale botan. Ital. Vol. X, 1878, p. 253/254).

5) Auch Paramylum, wie es Cohn und Hansgirg wollen, kommt in Phycochromaceen nicht vor. Die Körner, welche nach Hansgirg Paramylum darstellen, bestehen aus Eiweissstoffen (cfr. Hansgirg, Physiolog. u. Algologische Studien, Prag, 1887, p. 9). Nach Bütschli (l. c. p. 10) kommt jedoch bei den Chromatien ein stärkeähnlicher, sich mit Jod blau färbender und invertirbarer Stoff vor.

Phycochromaceen Glycogen enthalten ist[1]), das diffus in ihrem Protoplasma vertheilt zu sein scheint und dessen Vorkommen auch von Bütschli für *Oscillaria* bestätigt wurde[2]).

Experimentelle Untersuchungen aber darüber, ob dem Glycogen die Rolle eines in directer Beziehung zur Kohlensäurezersetzung stehenden Assimilates zuzuschreiben sei, liegen bis jetzt noch nicht vor.

Ich habe nun mit verschiedenen Phycochromaceen diese Versuche vorgenommen, indem ich Kulturen in Glashäfen im Dunkelzimmer längere Zeit beliess, während Parallel-Kulturen, die unter gewöhnlichen Lichtverhältnissen weiter wuchsen, zum Vergleiche dienten. Es stellte sich dabei heraus, dass in der That eine Abnahme der Glycogen-Reaction bei der Verdunkelung der Kulturen eintrat. Die Reaction wurde in der Weise ausgeführt, dass die Fäden mit Wasser auf dem Objectträger eben zum Kochen erhitzt wurden, dann sofort eine sehr verdünnte Jodlösung (0,7 Jod, 2 Jodkalium, 300 Wasser) zugesetzt wurde.

Als Material dienten mir sehr schöne Kulturen von *Oscillaria subuliformis* in Seewasser, sowie später Kulturen der grossen *Oscillaria limosa.*

Die Fäden der Lichtkulturen färbten sich — ein Zeichen für den Reichthum an Glycogen — sofort tief mahagonibraun, bei der letzgenannten Form sogar oft schwarzbraun und zwar trat diese Färbung in der ganzen Rindenschicht, ganz besonders stark aber in den inneren Partien derselben auf, während der Centralkörper stets frei davon war und bei der Jodbehandlung farblos blieb oder sich nur schwach gelblich tingirte. Auch schien mir in einigen Fällen bei *Oscillaria limosa* ein sehr dünner Saum des Protoplasmas auf der äusseren Seite ebenfalls nur schwach gelblich zu werden.

Anders verhalten sich die Fäden aus den verdunkelten Kulturen. In diesen war eine Kriechbewegung nicht eingetreten, die Watten bei *Oscillaria limosa* lagen noch nach Wochen ebenso, wie

---

1) Errera, L'epiplasma des ascomycetes et le glycogène des vegetaux, 1882, p. 49. — Hansgirg, Botan. Centralblatt, 1885, Nr. 34 und Physiolog. u. Algolog. Studien, Prag, 1887, p. 8.

2) Dass das Glycogen in der That ein ganz allgemein im Phycochromaceenprotoplast verbreiteter Stoff ist, habe ich durch Untersuchung der verschiedensten Cyanophyceen festgestellt. Untersucht wurden verschiedene *Gloeocapsa*, *Oscillaria*, *Lyngbya*, *Nostoc*-Species, ferner *Anabaena*, *Aphanothece*, *Gloiotrichia*, *Rivularia*, *Microcoleus*, *Phormidium*, *Cylindrospermum*.

sie in die Töpfe zu Anfang des Versuchs gegeben waren. Dass die Kriechbewegung vom Licht abhängig ist, ist schon von verschiedenen Forschern beobachtet worden. Die Kulturen, deren Wasser täglich erneuert worden war, sahen frisch und gesund aus und bewiesen damit die für die Oscillarien auch schon durch Zacharias Untersuchungen bekannte Thatsache einer ausserordentlichen Unempfindlichkeit gegen Lichtentziehung. Schon nach wenigen Tagen zeigten die Kulturen von *Oscillaria subuliformis* einen starken Rückgang der Glycogen-Reaction, der nur so gedeutet werden kann, dass unter diesen Bedingungen Glycogen-Mengen nicht mehr erzeugt werden, und das in reichlicher Menge zu Anfang des Versuchs vorhandene Glycogen einem allmählichen Verbrauch unterliegt. Allerdings scheint dieser Verbrauch, vielleicht in Folge der durch die Sistirung jeder Bewegung eingetretenen Kräfteersparniss, ein äusserst sparsamer zu sein, denn erst nach vierwöchentlicher Dunkelkultur waren die letzten Spuren von Glycogen aus den Fäden von *Oscillaria limosa* verschwunden. Als mitunterstützend dürfte jedoch hier auch die niedere Temperatur des Dunkelzimmers (10—14°) durch eine Reduction der Athmungsthätigkeit in Frage gekommen sein. Nach sechswöchentlichem Aufenthalt im Dunkelzimmer wurden einige Oscillarien-Kulturen wiederum ins diffuse Licht gebracht und zeigten schon bei der am zweiten Tag der Beleuchtung erfolgenden Untersuchung wiederum reichliche Glycogenmengen.

Bekanntlich ist das Glycogen ein im Pflanzenreiche ziemlich weit verbreiteter Stoff, insbesondere bei den Pilzen tritt es oft in ausserordentlichen Quantitäten auf. Nach Errera[1]) ist es hier als eine dem Stärkemehl der chlorophyllgrünen Pflanzen physiologisch gleichwerthige Substanz aufzufassen. Es besteht aber meiner Ansicht nach insofern ein sehr bedeutender Unterschied zwischen der Glycogenbildung der Cyanophyten und der der Pilze, als es uns im letzteren Fall als im Verlauf des destructiven Stoffwechsels durch Umbildung aus organischer Materie entstehendes einfaches Stoffwechselprodukt entgegen tritt, in ersterem Fall in directer Beziehung zur Kohlensäurezersetzung steht und demzufolge als das Assimilationsprodukt der blaugrünen Algen aufgefasst werden muss.

Im August 1895 unterwarf ich auch *Aphanothece stagnina*, die in haselnuss- bis wallnussgrossen Gallertklumpen in ungeheurer

---

1) Errera, Sur le Glycogène chez les Basidiomycetes, 1884.

Menge unterhalb der Werft an den Warnowufern auftrat, der Dunkelkultur und beobachtete dabei die Thatsache, dass die zuvor intensiv blaugrünen Gallertklumpen gelbgrün wurden und somit, wie beim Ausschütteln des Alkoholextractes sich ergab, eine Etiolirung eingetreten war, wobei nur noch das Xantophyll erhalten, das Cyanophyll dagegen ganz verschwunden war[1]). Auch *Aphanothece stagnina* zeigte das Schwinden des Glycogen-Gehaltes bei der Dunkelkultur in schönster Weise.

Aus den angeführten Versuchen geht hervor, dass wir das Glycogen als das erste wahrnehmbare Assimilationsproduct der Cyanophyceen anzusehen haben.

Es lag nahe, mit Hilfe der Jodreaction zu untersuchen, ob der Ort der Entstehung des Glycogens in der That die Cyanoplasten seien; allein einige diesbezügliche Versuche ergaben keine unzweideutigen Resultate; bei der Kleinheit der Cyanoplasten und der raschen Diffusion des Glycogens bei der Erwärmung aus dem Plastid ins umgebende Plasma lässt sich auch eine Entscheidung von kurzer Hand nicht erwarten.

D. Die übrigen Einschlüsse des Protoplasten.

1. Die „Cyanophycinkörner".

Es giebt wohl kaum ein Plasmagebilde höherer Pflanzen, mit dem nicht schon die Cyanophycinkörner für identisch erklärt worden sind.

So sind sie nach Hansgirg und Cohn Paramylumkörner, nach Borzi bestehen sie aus derselben Substanz wie die Gallerthüllen, nach Zacharias aus einem noch nicht näher bekannten Kohlehydrat, nach Hieronymus stellen sie als Eiweisskrystalloide Theile des Centralkörpers, aus dem sie entstehen sollen, dar, nach Deinega sind sie zweifellos ein Isomer der Stärke. Auch Palla hält sie nicht für eiweissähnlicher Natur, sondern für das erste Assimilationsproduct der Chromatophorenthätigkeit und nach Zuckal endlich sind sie bald Schleimkugeln, bald gehen sie über

1) Uebrigens schien auch das Phycocyan bei längerer Verdunkelung eine Reduction zu erfahren; wenigstens erschienen die Kulturen schliesslich rein gelb; genaue Vergleichskulturen habe ich jedoch nicht ausgeführt. Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch erwähnen, dass eine Kultur von *Aphanothece* noch nach 8monatlicher Verdunkelung am Leben war.

in „Bütschli'sche Körner“, bald stellen sie bei centraler Zusammenlegung den Centralkörper dar; sie sind nach ihm theilungsfähig, entstehen aber auch frei in knötchenförmigen Verdickungen des Plasmas, sie stellen Zellkerne dar und wenn sie sich mit einer kleinen Plasmamasse umgeben, dann entsprechen sie nackten Zellen, aus denen Schwärmer hervorgehen können; sie können sich nach ihm aber auch andererseits wieder zu Schleimkugeln umwandeln.

Aus dieser Blüthenlese von theils richtigen, zumeist aber unhaltbaren Ansichten und Deutungsversuchen dürfte jedenfalls eins zur Genüge hervorgehen, dass die Frage von der Natur und Entstehungsweise dieser Körner noch als eine durchaus offene bezeichnet werden muss. Bei der Bedeutung dieser Gebilde für die descriptive Anatomie der Phycochromaceenzelle ist es aber von höchstem Werthe, dieselben scharf und sicher erkennen und von anderen körnigen Bildungen des Protoplasten oder Centralkörpers unterscheiden zu können. Die physiologische Rolle, die ihnen im Haushalte der Cyanophyceenzelle zukommt, ist dabei eine sich erst hieran anschliessende Frage.

Die Verbreitung der Cyanophycinkörner. Die Cyanophycinkörner finden sich mit Ausnahme der Gattung *Spirulina* bei allen von mir daraufhin untersuchten Formen, auch bei denjenigen, für welche auffallende Anhäufung körniger Bildungen nicht beschrieben wird. Eine Verwerthung ihres Vorkommens zu systematisch-diagnostischen Zwecken ist deshalb nicht gerechtfertigt. Das beste Material zum Studium der Cyanophycinkörner stellen die jugendlichen Sporen der heterocysten Phycochromaceen dar, während bei den fadenförmigen Spaltalgen, besonders bei den kurzzelligen, die Lagerung derselben an den Querwänden die Beobachtung einschränkt. Die Schwierigkeit ihrer Untersuchung mit Farbstoffen und Reagentien wird ferner erheblich vermehrt durch die häufig ausserordentlich schwer durchlässigen Gallerthüllen, Scheiden oder Sporenhäute. Am geeignetsten zur Untersuchung fand ich neben *Nostoc*-Arten besonders *Anabaena* und zwar *Anabaena torulosa*, welche den Vorzug besitzt, dass nahezu in jedem Faden neben vegetativen Zellen Sporen der verschiedensten Reifegrade vereinigt sind.

In theilenden vegetativen Zellen nun finden sich die Cyanophycinkörner nur äusserst spärlich, besonders bei lebhafter Theilung der Zellen eines Fadens sind die allermeisten derselben völlig frei davon.

Dasselbe ist bei *Nostoc* und den meisten Oscillariaceen der Fall. Je näher das Ende der Vegetationsperiode heranrückt, je seltener die Zelltheilungen und der Verbrauch plastischen Materials werden, desto mehr häufen sich die Cyanophycinkörner an.

Das Verhalten der Cyanophycinkörner gegen Farbstoffe: Zum Nachweis der Cyanophycinkörner eignet sich am besten Essigcarmin, den auch schon Hieronymus zur Tinction derselben verwandte, und zwar ist die Concentration der Essigsäure nicht gleichgültig. Zu schwache Säurecarmine (mit 1—4 % Essigsäure) färben diffus und auch den Centralkörper mit, während in Carmin, der mit concentrirter Essigsäure hergestellt ist, die Körner zu rasch aufquellen. Am besten eignet sich ein Carmin mit mittlerem etwa 20—30 proc. Essigsäuregehalt, der bei geeigneter Vorbehandlung der Präparate die Centralkörper wenig oder meist gar nicht tingirt. Als solche empfiehlt sich eine Fixage des Materials mit Sublimat (2 % wässeriges oder 1 % alkoholisches). Nach 6—12 stündigem Färben werden die Präparate ausgewaschen und durch Alkohol steigender Concentration und Toluol in Damarlack übertragen.

Die Cyanophycinkörner stellen dann Gebilde mit meist scharf begrenzten und wohl erhaltenen Ecken und Kanten dar, besonders grosse und wohlausgebildete Krystalloide — denn um solche handelt es sich zweifellos — pflegen in den Heterocysten an den beiden Porenkanälen zu sitzen, durch die diese Zellen mit den benachbarten vegetativen in Verbindung stehen. Die in Dammar aufgehellten Präparate gestatten eine genaue Bestimmung der Lage und ihres Verhältnisses zum Centralkörper. Es stellt sich dabei heraus, dass von einem „abwickelbaren Centralkörper" und von einer Entstehung der Cyanophycinkörner aus demselben durch Lockerung seiner peripheren Schichten, wie dies Hieronymus und Zuckal annehmen, nicht die Rede sein kann. Die Cyanophycinkörner entstehen und liegen stets im peripheren Theil der Zellen, niemals in der Mitte, nur in älteren Heterocysten von *Anabaena* und *Nostoc*-Arten findet man auch in der Mitte der Heterocyste kleinere Cyanophycinkörner, ich möchte aber gleich bemerken, dass in älteren Heterocysten kein Centralkörper mehr vorhanden ist.

Phot. 1 stellt ein Essigcarminpräparat von *Anabaena torulosa* dar, die Centralkörper sind völlig diffus und nur sehr schwach gefärbt, körnige Bildungen treten in ihnen bei dieser Färbung nicht hervor; die meisten sich theilenden Zellen der Fäden sind

frei von Körnern, dagegen tritt die scharfe polyedrische Begrenzung der grossen Cyanophycin-Krystalloide in den Heterocysten (*b*) sehr deutlich hervor. Bei *a* sieht man vegetative Zellen, welche wenig Cyanophycinkörner und diese stets peripher enthalten. Besonders deutlich ist dies auch in den 8-förmigen sich theilenden Zellen, z. B. bei *c* zu sehen, auch hier liegen die Körner stets in der protoplasmatischen Rindenschicht.

Auch in Phot. 2, das einen mit 2 % $HgCl_2$ fixirten und mit Essigcarmin gefärbten Faden von *Anabaena torulosa* darstellt, ist in den jugendlichen Zellen des linken Fadens (*a*), die gerade median getroffen sind, die ausschliesslich periphere Lagerung bei der Entstehung ganz kleiner Cyanophycinkörner aufs schönste zu sehen.

Aus dem Vergleich der Grössendimensionen der Cyanophycinkörner in jungen und alten Sporenzellen geht hervor, dass dieselben mit der Entwickelung der Sporen wachsen; während in jugendlichen Zellen die Körner oft winzig klein sind und höchstens 1—2 μ gross werden, beträgt ihr Durchmesser in reifen und reifenden Sporen das vielfache davon.

Eine besondere Grösse erreichen sie in den Sporen von *Cylindrospermum majus* und von *Gloiotrichia Pisum*, ausserdem im Winter bei *Lyngbya aestuarii*; klein bleiben sie dagegen bei *Aphanothece stagnina*, auch hier lagen sie stets peripher und waren stets scharf begrenzt und eckig, nicht rund; noch kleiner bleiben sie bei gewissen dünnfädigen Oscillarien, wo sie ebenfalls peripher, aber hier häufig nur an den Querwänden in regelmässigen Reihen angeordnet sind.

Mit der Grössenzunahme der Cyanophycinkörner beim Reifungsprocess der Sporen ist ein allmähliches Dünnerwerden der je zwei Körner trennenden Plasmaschicht verbunden. Da die Körner niemals der Sporen- oder Zellmembran direct anliegen, sondern stets noch von einer Plasmaschicht umgeben sind, so erscheinen dann im optischen Längsschnitt die zwischen den grossen Cyanophycinkörnern befindlichen Plasmatheile als feine schmale Brücken, welche das ausserhalb gelegene Plasma mit dem innerhalb der Körner gelegenen verbinden, was bei ungefärbten in Dammarlack eingebetteten Präparaten leicht zur Vorstellung eines wabigen Baues führen kann[1]), wobei die Wabenwände durch die Proto-

1) Des nahezu gleichen Lichtbrechungsverhältnisses wegen verschwinden die ungefärbten Cyanophycinkörner in Dammar fast völlig.

plasmastränge, die Wabenräume durch die Cyanophycinkörner gebildet werden. Es beruht dies aber natürlich auf Täuschung, denn es genügt ja eine Färbung mit Essigcarmin, um festzustellen, dass der Wabenhohlraum nicht aus einem „Chylema", sondern aus einem festen krystallähnlichen Körper besteht, der erst durch sein Wachsthum die Wabenwand zwischen sich und einem benachbarten Korn entstehen lässt. Was die vielfach in der Literatur aufgestellte Behauptung, dass die Körner hohl seien, anlangt, so beruht sie wenigstens mit Bezug auf die Cyanophycinkörner auf einem Irrthum, bei schwacher Tinction färbt sich nämlich zunächst nur eine periphere Schicht des Korns, während erst allmählich der Farbstoff das Korn völlig gleichmässig durchfärbt. Phot. 3 stellt das Gesichtsfeld eines Präparates von *Anabaena torulosa* nach Fixage mit 2 % $HgCl_2$ und schwacher Essigcarmintinction dar, das in den grösseren Krystalloiden (*h*) deutlich die hellen nur schwach gefärbten Zonen erkennen lässt.

Ausser durch Essigcarmin erhält man noch ausgezeichnete Färbung der Cyanophycinkörner mit S-Fuchsin oder S-Fuchsinanilinwasser nach den Methoden, welche Zimmermann bei Färbung der Proteïnkrystalloide in Zellkernen angewandt hat. Bei vorsichtigem und rechtzeitigem Unterbrechen der Differenzirung mit Wasser resp. verdünnt-alkoholischer Pikrinsäurelösung entfärbt sich alles mit Ausnahme der Cyanophycinkörner.

Ebenso lassen sich die Cyanophycinkörner mit Carbolfuchsin und wenn auch weniger gut und nicht in allen Fällen nach der Gram'schen Methode[1]) mit Anilinwasser-Gentianaviolett-Lösung färben. Beide Methoden sind jedoch nicht anwendbar bei solchen Formen, bei denen die Hauptmasse der Cyanophycinkörner in den Sporen enthalten sind und kommen in Folge dessen nur für die Chrooccocaceen und Oscillariaceen in Betracht. Es färben sich nämlich durch Carbolfuchsin sowie nach der Gram'schen Methode die Sporenmembranen ganz ausserordentlich stark und verdecken damit die Färbung der Cyanophycinkörner, bei starker Extraction mit Alkohol halten die Sporenhäute die Farbe noch fester als die Cyanophycinkörner.

Sehr gute Färbungen der Cyanophycinkörner lassen sich jedoch bei aufeinanderfolgender Behandlung von beliebig fixirtem Material

1) Verwendet man zur Färbung Material, welches mit Sublimat fixirt ist, so erhält man stets und zwar sowohl bei Anwendung von Anilinwasser-Gentianaviolett als bei der von Anilinwasser-Methylviolett-Lösung intensive Tinction.

mit Anilinwasser-Safranin, Jod, Alkohol, Bergamottöl, Toluol, Dammar erhalten. Auch durch Orangegelb, Bismarckbraun, Eosin werden die Körner gefärbt, diese Färbungen erreichen jedoch bei weitem nicht die Schärfe der oben angeführten Methoden.

Die Cyanophycinkörner besitzen eine ausgesprochene Erythrophilie, blaue Farbstoffe färben abgesehen von der Gram'schen Methode überhaupt nicht.

Wie schon im ersten Theil dieser Arbeit[1]) erwähnt wurde, existiren in der Literatur einander widersprechende Angaben über die Färbbarkeit der Cyanophycinkörner mit Hämatoxylin. Es stehen die Angaben von Bütschli einerseits denen von Palla und Zacharias andererseits gegenüber.

Büschli konnte mit Delafield'schem Hämatoxylin niemals eine Färbung der Cyanophycinkörner beobachten. Nach Zacharias dagegen färbten sich dieselben an Alkohol-Material mit Delafield-schem Hämatoxylin gut[2]). Das gleiche Verhalten fand Palla bei Färbung von Sublimatmaterial mit Böhmer'schem Hämatoxylin. Ich hatte nun das Verhalten der Cyanophycinkörner der verschiedensten Arten auch von verschieden fixirtem Material untersucht, ohne auch nur ein einziges Mal in über 100 Präparaten eine Färbung der Körner mit Delafield'schem oder Böhmer'schem Hämatoxylin zu beobachten. Da es sich aber andererseits in den Angaben von Zacharias und Palla zweifellos um dieselben Gebilde handelte, so stand ich einem Widerspruch gegenüber, bis ein Zufall die wahren Verhältnisse klar legte.

Behufs Eintragung in Pepsin-Salzsäure unterwarf ich nämlich Alkoholmaterial von *Anabaena torulosa* zuerst einer 12stündigen Behandlung mit 1 ‰ Salzsäure, um mich zunächst davon zu überzeugen, dass die Cyanophycinkörner nicht schon durch eine 1 ‰ Salzsäure an und für sich gelöst würden, und um einer Abstumpfung der Pepsinsalzsäure durch die grossen in den Zellhäuten von *Anabaena* vorhandenen Mengen von Calciumcarbonat vorzubeugen.

Selbst nach mehrtägigem Stehen mit 1 ‰ Salzsäure waren die Körner noch völlig erhalten und nur wenig gequollen; dagegen war eine tiefgreifende Veränderung im tinctionellen Verhalten der Cyanophycinkörner bei dieser Behandlung vor sich gegangen. Sie

1) p. 247 u. 261.

2) p. 13 des Sep.-Abdr.

erwiesen sich nämlich nunmehr ausgesprochen cyanophil und liessen sich mit Delafield'schem und besonders mit Böhmer'schem Hämatoxylin ausserordentlich intensiv blau bis blauschwarz[1]) färben. Auch hielten sie nunmehr den aufgenommenen Farbstoff so fest, dass eine Differenzirung durch verd. alkoholische Pikrinsäurelösung oder durch ganz verdünnten HCl-Alkohol möglich war.

Die Umwandlung der ausgesprochen erythrophilen Eigenschaften in cyanophile bei der Behandlung mit sehr verd. Salzsäure giebt auch die Erklärung der widersprechenden Befunde. Palla sagt an einer Stelle ausdrücklich, dass er vor der Färbung die Fäden mit verdünnten Säuren behufs leichterer Färbbarkeit behandle und wahrscheinlich ist auch, dass Zacharias ebenfalls mit verd. Säure behandeltes Material färbte.

Uebrigens wirken nicht alle Säuren gleich; so wird bei Zusatz von 7 % gesättigter wässriger Schweflig-Säurelösung zum fixirenden Alkohol die Erythrophilie und das Ergebniss bei der Behandlung mit verdünnten Hämatoxylinlösungen nicht verändert.

Eines der hauptsächlichsten Momente zur Charakterisirung der Cyanophycinkörner und ihrer scharfen Unterscheidung von anderen körnigen Gebilden besteht in ihrem Verhalten gegen verdünnte Methylenblaulösungen.

Beim Einlegen lebenden Phycochromaceenmaterials[2]) in 1 : 20- bis 30000 Methylenblau oder Methylviolett speichern die Centralkörper, wie Zacharias und Palla gezeigt haben, intensiv Farbstoff, die Cyanophycinkörner erweisen sich dagegen auch hier durchaus erythrophil und kein einziges Korn nimmt die blaue Farbe an. Ganz ebenso verhält sich fixirtes Material. Auch bei Behandlung und schwachem Erwärmen der fixirten Fäden mit conc. Löffler'schem Methylenblau, wobei sich zunächst alles mehr oder weniger intensiv färbt, entfärben sich durch Alkohol oder durch wässerige Bismarckbraunlösung die Cyanophycinkörner vollständig, während die körnigen Gebilde des Centralkörpers noch intensiv blau gefärbt bleiben.

Auf dieses höchst charakteristische und bemerkenswerthe Ver-

---

1) Je nach der Dauer der Färbung und des Auswaschens in fliessendem Leitungswasser.

2) Untersucht wurden: *Oscillaria Froehlichii, limosa, splendida, Lyngbya majuscula, aestuarii, Aphanothece stagnina, Gloeocapsa montana, Anabaena torulosa, Nostoc humifusum* und *Linkia, Sphaerozyga oscillarioides* und *Cylindrospermum majus.*

halten, durch das es gelingt, Doppelfärbungen der Centralkörpertheile und der Cyanophycinkörner herzustellen, werde ich nochmals ausführlicher zurückkommen.

Die Wirkung chemischer Agentien auf Cyanophycin-Körner.

In Alkohol, Aether, Chloroform, Schwefelkohlenstoff, 1—5% Natriumcarbonat, kaltem und kochendem Wasser erwiesen sich die Cyanophycinkörner *(Anabaena torulosa, Oscillaria limosa, Nostoc)* völlig unlöslich. Dagegen bewirkten, wie dies auch von Borzi, Zacharias, Hieronymus u. a. beobachtet worden ist, conc. Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure sowie 5% Kalilauge sofortige Verquellung der Cyanophycinkörner bis zum Verschwinden. Gegen schwächere Säuren, 1—2% H_2SO_4, 1‰ HCl erwiesen sie sich dagegen sehr resistent. Für 3‰ HCl giebt Zacharias Aufquellen und Lösung der Körner an; dieselben verschwinden auch thatsächlich — besonders rasch in den Heterocysten, langsamer in den Sporen —, es beruht aber dieses Verschwinden nicht auf einer Lösung, sondern vielmehr nur auf einer weitgehenden Verquellung. Durch Behandlung mit Alkohol und Färbung mit Essigcarmin gelingt es nämlich leicht, die Cyanophycinkörner wieder zur Darstellung zu bringen; es scheint jedoch, als ob die Substanz der Körner durch die Säurebehandlung eine Verminderung oder Spaltung erlitte, worauf ja auch schon das oben geschilderte eigenthümliche Verhalten gegen Farbstoffe hinweist, auch scheinen die Körner durch längere Säurebehandlung substanzärmer zu werden. Widerstandsfähig sind sie dagegen in hohem Maasse gegen Essigsäure, denn auch mit 96% Essigsäure hergestellter Carmin lässt nur ein langsames Aufquellen, keine Lösung der gefärbten Cyanophycinkörner beobachten. Mit Jod färben sie sich, wie Zacharias schon erwähnt, nur wenig, dagegen wird durch Zusatz von 1proc. Schwefelsäure das Jod nunmehr begierig gespeichert, sodass die Körner sich tief braun färben. Die von Borzi angegebene schwache Blaufärbung der Körner habe auch ich nie beobachten können und sie scheint zweifellos auf einem Irrthum zu beruhen. Auch an mit Alkohol ihres Farbstoffes beraubten und mit Wasser zum Kochen erhitzten Fäden lässt sich keine stärkeähnliche Substanz mit Jodjodkali oder Jodwasser nachweisen.

Deutet die krystallartig scharfe Begrenzung, die reichliche Jodspeicherung der durch verd. Schwefelsäure etwas zum Quellen gebrachten Cyanophycinkörner auf eine Verwandtschaft mit den Eiweisskörpern speciell mit den Proteïnkrystalloiden hin, so ergaben doch verschiedene Eiweissreagentien zunächst keine positiven Resultate.

So färbte Millon'sches Reagens die Körner nicht, obwohl dasselbe zweifellos äusserst wirksam war, was aus seiner Einwirkung auf Salicylsäure und aus Vergleichsversuchen mit Proteïnkrystalloiden aus dem Endosperm von *Ricinus* hervorging.

Ebenso konnte ich entgegen den Angaben Zuckal's mit Zucker und Schwefelsäure keine Färbung erhalten. Die Reaction beruht bekanntlich auf der Abspaltung von Furfurol bei der Einwirkung der Schwefelsäure auf den Zucker, ich versuchte nun alkoholische Lösung reinen Furfurols unter Assistenz von HCl oder H_2SO_4, aber mit ebenfalls negativem Resultat.

Auch die Xantoproteïnsäure-Reaction mit Salpetersäure und Ammoniak oder Kalilauge blieb aus und ebenso versagte die Alloxan-Reaction, welche an Proteïnkrystallen sowie an der Grundmasse der Proteïnkörner sonst in ausgezeichneter Weise eintritt. Das gleiche war bei Orcin und Schwefel- oder Salzsäure der Fall.

Ob aus diesen negativen Ergebnissen nun der Schluss gezogen werden darf, dass die Cyanophycinkörner nicht aus Proteïnstoffen bestehen, erscheint mir jedoch sehr zweifelhaft, einmal weil diese Reactionen — mit Ausnahme der Alloxan-Reaction — nicht an den festen Körnern selbst, sondern nur an ihren durch die conc. Säuren hergestellten Lösungen angestellt werden, sodann weil alle diese Reactionen ja keineswegs Reactionen auf das wirkliche Eiweissmolekül sind, sondern nur gewisse Atomcomplexe in ihren Bruchstücken — den durch die Säuren erzeugten Spaltungsproducten — zur Anschauung bringen.

Dagegen ergaben von den Reichl-Mikosch'schen Eiweissreagentien Zimmtaldehyd und Salicylaldehyd in Verbindung mit halbverdünnter und mit Ferrisulfatlösung versetzter Schwefelsäure ein positives Resultat. Bei beiden Reagentien trat eine schon makroskopisch sichtbare Färbung ein. Besonders Zimmtaldehyd färbte die Fäden stark gelb, jedoch war auch hier die Reaction nicht so stark wie Vergleichsreactionen mit *Ricinus*-Krystalloiden und zwar wegen der durch die Schwefelsäure bedingten allmählichen Auflösung der Cyanophycinkörner. Dagegen trat die dritte der

Reichl-Mikosch'schen Eiweissreactionen nicht ein. Weder mit Vanillin und Schwefelsäure, noch mit Vanillin und Salzsäure konnte ich Färbung erzielen.

Wohl aber erhielt ich am fixirten Material von *Anabaena* die Zacharias'sche Blutlaugensalz-Eisenchloridreaction in voller Schönheit. Das Material war mit Formalin-Alkohol bezw. Schwefligsäure-Alkohol nach den unten angegebenen Methoden fixirt[1]) und nach Methode *B* auf Deckgläser geklebt. Die Präparate kommen zunächst für 8 Stunden in eine Mischung (10% Ferrocyankali 1 Th. + 96% Essigsäure 1 Th. + Wasser 1 Th.) sodann wurde mit 60% Alkohol gewaschen, bis alles Blutlaugensalz entfernt war, und für Minuten in verdünnte Eisenchloridlösung übertragen, gewaschen und durch Alkohol, Nelkenöl in Dammar übertragen. Es erschienen nun die sämmtlichen Cyanophycinkörner intensiv mit Berlinerblau gefärbt, ebenso intensiv wie dies bei den Krystalloiden von *Ricinus* der Fall ist. Besonders stark erschienen die grossen Körner in den Sporen gefärbt, während die Mitte aller Zellen, auch der Sporenzellen, völlig scharf und zwar in jungen Zellen mit rundem, in Sporenzellen durch die vorspringenden scharfbegrenzten Cyanophycinkörner gebildetem, kantigem Contour von dem peripheren Plasma abgegrenzt und völlig farblos war. Dieser centrale Theil erschien ebenso farblos homogen und mattglänzend, wie bei der Behandlung frischer *Anabaena*-Fäden mit Blutlaugensalzessigsäure.

Völlig einwandsfreie Resultate ergaben Verdauungsversuche mit Pepsin- und Salzsäure.

Ich verwandte dazu Alkoholmaterial von *Anabaena torulosa*, welches in Wasser übertragen und mit 0,05% oder 0,1% Salzsäure entkalkt war, die für sich, wie oben erwähnt, keine Lösung oder Verquellung der Cyanophycinkörner verursachen. Die Verdauung wurde in Erlenmeyer-Kolben mit je 50 cc einer Lösung von 0,1% Pepsin[2]), dem 0,05—0,1% HCl. zugefügt war, bei 39° bis 40° C. im Thermostaten ausgeführt. Von Zeit zu Zeit wurden, um den Fortschritt der Pepsineinwirkung zu verfolgen, Proben entnommen. Schon nach 4 Stunden waren die sämmtlichen grossen Cyanophycinkörner in den Heterocysten gelöst, nach 8 Stunden

1) Ausgeschlossen ist mit $HgCl_2$ fixirtes Material, da sich dies schon allein mit Blutlaugensalz blau färbt. Ich komme hierauf noch zurück.

2) Das ausserordentlich wirksame Pepsinpräparat (1 : 3000 trocken Eiweiss) ist aus der chemischen Fabrik von Dr. Chr. Brunnengräber, Rostock.

auch die in den Sporen, deren schwer durchlässige Membranen offenbar die Wirkung des künstlichen Magensaftes verzögert hatten. Nach 12 Stunden war kein einziges Cyanophycinkorn mehr vorhanden, auch waren Reste derselben weder durch Hämatoxylin noch durch Essigcarmin nachweisbar. Phot. 4 stellt einen solchen Faden von *Anabaena* nach 8stündiger Verdauung in der Verdauungsflüssigkeit aufgenommen dar. Aus dem Vergleich mit Phot. 1—3 geht ohne weiteres die durch die Verdauung bewirkte Veränderung hervor. In dieser Beziehung befinde ich mich also im Widerspruch mit den Angaben von Hieronymus. Er sagt[1]: „In künstlichem Magensaft fand ich die Cyanophycin-Massen sowohl von frischem wie mit Alkohol fixirtem Material nach eintägiger Einwirkung anscheinend unverändert vor, doch ist anzunehmen, dass sie bei längerem Liegen in demselben verdaut worden wären, da ja schon 0,2% Salzsäure allein die Fähigkeit besitzt, sie zu lösen. Hieronymus giebt die Zusammensetzung seines künstlichen Magensaftes nicht an; die letztere Angabe über das Lösungsvermögen 0,2proc. Salzsäure ist übrigens nach dem obigen auch nicht richtig und die Behauptung, dass die Cyanophycin-Massen sich im Magensaft nicht lösten, dürfte wohl darauf zurückzuführen sein, dass Hieronymus entsprechend seiner eigenthümlichen Theorie vom abwickelbaren Centralkörper überhaupt nicht zwischen eigentlichen Cyanophycinkörnern und den im Magensaft unlöslichen Theilen des Centralkörpers unterschieden hat.

Dieselben Verdauungsversuche wurden auch mit Alkoholmaterial von *Oscillaria limosa*, welches reich an Cyanophycinkörnern war, ausgeführt. Wie bei *Anabaena torulosa* waren auch hier sämmtliche Cyanophycinkörner in 4—8 Stunden peptonisirt. Wie Phot. 5 zeigt, waren vom ganzen Zellinhalt neben Resten der peripheren Rindenschicht nur der Centralkörper und seine Theilungsstadien übrig geblieben.

In ganz derselben Weise wie bei Pepsin-Salzsäurebehandlung findet auch durch Pankreatin[2]) eine rasche Lösung der Cyanophycinkörner statt, hier ist von vornherein eine etwaige lösende Nebenwirkung der Säure ausgeschlossen, da die Pankreatinverdauung bekanntlich nur in neutraler oder schwach alkalischer Lösung vor sich geht. Zur Abstumpfung der hierbei sich bildenden Säuren

1) l. c., p. 487.

2) Das Pankreatin (1 : 12000) entstammt derselben Bezugsquelle.

ist deshalb eine geringe Zugabe von $NaHCO_3$ nöthig. Die Verdauungsflüssigkeit bestand aus einer Lösung von 0,05 % Pankreatin und 0,25 % $NaHCO_3$. Zu jedem Versuche wurden etwa 30—50 ccm Verdauungsflüssigkeit verwandt. Die Temperatur betrug wiederum 39—40° C.

Es fragt sich nunmehr, mit welchen für Pflanzenzellen bekannten Inhaltsbestandtheilen die Cyanophycinkörner die grösste Aehnlichkeit aufweisen.

Die ausgesprochen scharfe Begrenzung, die Quellbarkeit und das intensive Speicherungsvermögen für Jod und Farbstoffe wie Carmin, S-Fuchsin, Safranin, Orange-G., Eosin zusammengehalten mit den zum Theil eintretenden Eiweissreactionen, wie die Zimmtaldehyd-, Salicylaldehyd- und die Blutlaugensalzreaction lässt nur einen einzigen Vergleich zu, nämlich den mit den bekannten und weitverbreiteten Proteïnkrystalloiden. Ich glaube nicht, dass das theilweise Versagen der sog. Eiweissreactionen gegen diese Anschauung vorgebracht werden darf und zwar einestheils aus den schon erörterten Gründen, und dann weil eine ganze Reihe von Substanzen, welche zweifellos den Eiweisskörpern beizuzählen sind, ebenfalls nicht alle diese Reactionen zeigen; treten ja doch die Eiweissreactionen beim Cytoplasma selbst nicht einmal alle ein. Man wird also hierauf kein besonderes Gewicht legen dürfen, besonders wenn man sich erinnert, dass auch die bekannten Proteïnkörner verschiedener Pflanzen schon ein oft ausserordentlich untereinander abweichendes Verhalten zeigen.

Was das optische Verhalten der Cyanophycinkörner gegen polarisirtes Licht betrifft, so fand ich bei *Anabaena torulosa*, *Oscillaria limosa* und anderen die Cyanophycinkörner optisch inactiv, dagegen leuchteten viele bei verschiedenen *Lyngbya*-Arten, wo sie besonders gross waren, zwischen gekreuzten Nicols auf, sie besassen somit eine schwache Doppelbrechung, doch galt dies nicht für alle in einer Zelle befindlichen. Es stimmt dieses mit den Resultaten, die Schimper[1]) für Proteïnkrystalloide gefunden hat, wonach dieselben theils dem regulären, theils dem hexagonalen Krystallsystem angehören und in letzterem Falle dann schwache Doppelbrechung besitzen.

Zu den physikalischen, chemischen und chromatischen Eigenschaften, die für eine Verwandtschaft der Cyanophycinkörner mit

1) Schimper, Ueber die Krystallisation der eiweissartigen Substanzen. Zeitschrift für Krystallographie und Mineralogie, Bd. V, p. 131.

den Proteïnkrystalloiden sprechen, käme dann noch das geschilderte Verhalten derselben gegen Verdauungsflüssigkeiten hinzu, welches ebenfalls die Deutung der Körner als aus eiweissartiger Substanz bestehend unterstützt. Da die Cyanophycinkörner ihren Reactionen nach nicht völlig identisch mit den gewöhnlichen in Pflanzen vorkommenden Proteïnkrystalloiden sind, so sollen sie zum Unterschied im folgenden als „Eiweisskrystalloide" bezeichnet werden [1]), womit jedoch nicht gesagt sein soll, dass sie aus gewöhnlichem Eiweiss bestehen. Es ist vielmehr sehr wahrscheinlich, dass sie einen sog. gepaarten Eiweisskörper darstellen; es deutet darauf ja auch die Veränderung der Chromatophilie durch längere Behandlung mit 1 ‰ HCl und das theilweise Ausbleiben der Eiweissreactionen hin [2]).

Eine weitere sehr werthvolle Stütze für diese Anschauung, dass die Cyanophycinkörner eiweissähnlicher Natur seien und den Proteïnkrystalloiden nahe stehen, ergaben Versuche, welche ich über die Bildung und Verbrauch derselben anstellte.

Was zunächst ihre Bildung anlangt, so findet dieselbe vorzugsweise dort statt, wo eine Anhäufung von Reservestoffen ohne gleichzeitigen Consum zum Zweck des späteren Verbrauchs eintritt, also bei allen Formen mit Dauerzellen in den jugendlichen oder heranwachsenden Sporen; diese sind bei allen Formen im reifen Zustand nahezu völlig davon erfüllt. Sodann sieht man bei denjenigen Formen, welche keine besonderen Dauerzellen besitzen, wie die Chroococcaceen und Oscillariaceen die Cyanophycinkörnerbildung in besonderem Maasse dann einsetzen, wenn die Vegetationsperiode sich ihrem Ende nähert, wenn Zelltheilungen und Entstehung neuer Individuen seltener werden und die Zellverbände in das Ruhestadium treten.

Dagegen findet man bei kräftigem Wachsthum und lebhafter Theilung, wie das zu Anfang der Vegetationsperiode der Fall ist, in den theilenden und wachsenden Zellen entweder gar keine Eiweisskrystalloide oder nur einige wenige ganz kleine. Es gilt dies sowohl für die isocysten als heterocysten Arten. Bei letzteren

1) Da Hieronymus unter dem Namen „Cyanophycinkrystalloide" die Körner des Centralkörpers mit den Eiweisskrystalloiden zusammenwirft, so war diese Bezeichnung ausgeschlossen.

2) Nach den Untersuchungen von Kossel versagt bekanntlich beim echten Nucleïn auch die Millon'sche Reaction ebenso wie die Biuret-Reaction, obwohl, wie Altmann zeigte, das Nucleïn aus einer Verbindung von Eiweiss mit Nucleïnsäure besteht und in diese Componenten schon durch verdünnte Alkalien spaltbar ist.

kann man beobachten, dass in Fäden mit lebhafter Theilung auch die Heterocysten frei davon sind, die sonst gewöhnlich an den Porenkanälen Krystalloide besitzen.

Diese Thatsachen lassen sich in ungezwungener Weise nur so erklären, dass zur Zeit der Zelltheilungen das ganze verfügbare oder durch Neubildung fortdauernd erzeugte plastische Material stets mit Beschlag belegt ist und sofort zur Bildung neuer Zellen im Theilungsprocess Verwendung findet. Die vorübergehende und hier stets zuerst erfolgende Bildung von Krystalloiden in den Heterocysten würde diese eigenthümlichen Zellen, über deren Functionen wir bis heute nichts wissen und von denen man nur festgestellt hat, dass sie nicht weiter entwickelungs- und theilungsfähig sind, dann gewissermassen als Reservestoffbehälter des als Thallus aufzufassenden Fadens erscheinen lassen. Mit dieser Auffassung würde sich vorzüglich die Thatsache vereinigen, dass bei sehr vielen heterocysten Phycochromaceen gerade die Bildung der Sporen in ganz ausgesprochen localer Beziehung zu den Heterocysten steht. Dass es andere Formen ohne diese bestimmte Localisirung der Sporen giebt, würde nichts gegen die hier vorgetragene Ansicht beweisen, denn die Voraussetzung für die Sporenbildung bildet ja nur die Beschaffung des nöthigen Reservematerials, entweder durch eigene Production oder seitens der übrigen vegetativen Zellen und eine in dieser Beziehung selbstständige oder durch Beihilfe von Nachbarzellen mehr oder weniger selbstständig gewordene Zelle ist natürlich nicht auf den unmittelbaren Bezug desselben aus einem gemeinsamen Magazin angewiesen. Auch dürfte die Bedeutung der Heterocysten nicht mit der Function als Reservedepots erschöpft sein, denn sie stehen in gewissen Fällen ja auch zweifellos in Beziehung zum Verzweigungs- und Zertheilungsprocess der Fäden.

Für eine klare Einsicht in die Rolle, welche die Eiweisskrystalloide im Stoffwechsel der Phycochromaceen spielen, ist es von Werth, auch über den Verbrauch genaueres zu wissen. Keimungsversuche mit Sporen von *Cylindrospermum majus* und junges im Frühjahr in Warnemünde gesammeltes Material von *Rivularia plicata*, das reichlich junge Keimpflänzchen aller Stadien enthielt, zeigten, dass die jungen aus der Spore auswachsenden Keimfäden kein einziges von den grossen Krystalloiden der Sporen mehr enthielten und meist auch völlig frei selbst von den kleinsten Körnern waren. Es ist also höchst wahrscheinlich, dass die Krystalloide

bei der Sporenkeimung peptonisirt werden und dem Verbrauch unterliegen.

Dass es sich bei den Eiweisskrystalloiden wirklich um einen Reservestoff handelt, zeigten aufs unzweideutigste Hungerkulturen durch Lichtentziehung. Die Kulturen waren in derselben Weise und mit demselben Materiale, wie die schon in einem früheren Abschnitt geschilderten, angestellt. Es ergab sich dabei, dass in den im Dunkelzimmer befindlichen Kulturgefässen die Eiweiss-Krystalloide aus den Fäden und Zellen allmählich vollständig verschwinden. Bei *Aphanothece stagnina*-Ballen waren die Zellen zu Anfang der Versuche dicht erfüllt von Eiweisskrystalloiden und blieben es auch bei den unter normalen Bedingungen weiter kultivirten Exemplaren; sie waren gross, scharf begrenzt und mit Essigcarmin leicht färbbar. Schon nach 3—4 Wochen waren sämmtliche Krystalle verschwunden und an ihre Stelle waren, wie man sich leicht durch Essigcarminfärbung überzeugen konnte, häufig farblose Vacuolen getreten. Die Zellen jedoch waren im übrigen lebend und gesund geblieben, und bildeten, in die alten Beleuchtungsverhältnisse zurückgebracht, schon nach wenigen Tagen wiederum kleine Krystalloide in reichlicher Anzahl.

Ganz dieselben Resultate bezüglich des allmählichen Verbrauchs der Krystalloide im Dunkeln ergaben Kulturen von *Lyngbya aestuarii* in Seewasser und von *Oscillaria limosa* in Nährsalzlösung. Die Krystalloide waren bei ersterer schon nach drei Wochen völlig verschwunden. Bei *Oscillaria limosa* zeigten Essigcarminpräparate der normalen Vergleichskulturen das ganze periphere Plasma dicht gekörnt, wogegen die vierwöchentlichen Hungerkulturen Fäden mit einem völlig homogenen mit Essigcarmin schwach sich färbenden Rindentheil ohne jede Körnelung aufwiesen. Belichtung stellte die alten Verhältnisse wieder her.

Diese Versuche ergaben, dass die Krystalloide als typische Reservestoffe aufzufassen sind, dass sie als solche die gleiche Rolle wie die Proteïnkrystalloide höherer Pflanzen im Leben der Phycochromaceen spielen, nämlich die Aufspeicherung von stickstoffhaltigem Baumaterial in der comprimirtesten Form[1]).

Ich möchte noch mit einigen Worten auf die eigenthümlichen Anschauungen von Zuckal über die Natur der Eiweisskrystalloide

1) Nadson (Ref. im Botan. Centralbl., p. 239) hält sie auch mit Wahrscheinlichkeit für Reservestoffe, setzt sie aber mit der Stärke der Chlorophyceen gleich.

zurückkommen. Schon p. 254 habe ich erwähnt, dass er dieselben für Zellkerne hält. Nach ihm würden dann *Lyngbya* und die meisten Oscillarien vielkernig sein, wobei die Kerne sich dann an den Querwänden ansammeln. Auch fragmentative Theilungsstadien bildet er ab und Stadien der freien Zellbildung, in denen sich jedes Krystalloid mit einer hofförmigen Plasmahülle umgiebt. Die Abbildung 11 mit den Theilungsstadien macht den Eindruck, als ob es sich um verquollene Eiweisskrystalloide handle und ich glaube, dass diese Annahme auch nicht fehl geht. Zuckal macht nämlich auf p. 310 die Angabe, dass er „regelmässig alle Cyanophyceen durch 24stündiges Einlegen in verdünnte Salzsäure entkalke.“ Es ist aber schon durch Zacharias' Untersuchungen bekannt, dass schon 0,3proc. Salzsäure die Krystalloide fast augenblicklich zum Aufquellen bringt, und so erklären sich wohl die Theilungsstadien und die freie Zellbildung als Kunstproducte, hervorgerufen durch die quellende Wirkung der Salzsäure.

Was die Lagerung der Eiweisskrystalloide betrifft, so sei nochmals darauf hingewiesen, dass dieselbe stets und in allen Fällen eine periphere ist und dass ich für die Anschauungen von Hieronymus und Zuckal, wonach die Krystalloide in einem genetischen Zusammenhang mit dem Centralkörper stehen sollten, niemals eine Bestätigung fand. Sie charakterisirten sich vielmehr als durchaus selbstständige, dem peripheren Plasma eigene Gebilde auch bei denjenigen Formen, bei denen sie sich, wie bei den geldrollenförmigen Oscillarien mit geringer Zellhöhe und bedeutender Dicke, aus einem schon früher angedeuteten Grunde vorzugsweise an den Querwänden bilden. Ich habe mich davon an verschiedenem Oscillarienmaterial, das in Paraffin eingebettet und parallel der Fadenlängsaxen in Mikrotomschnitte zerlegt und nach einer später zu beschreibenden Doppelfärbung der Körner und des Centralkörpers gefärbt war, aufs sicherste überzeugen können.

2. Die Schleimvacuolen.

Ausser den aus fester Substanz bestehenden Eiweisskrystalloiden finden sich im peripheren Theil der Zellen vieler Phycochromaceen noch runde, sehr verschieden grosse kugelige Gebilde, aus einer wie es scheint zähflüssigen Substanz. Sie sind nicht in allen Fäden vorhanden, sondern können zuweilen auch ganzen Fäden völlig fehlen, während andere wiederum reich daran sind. Ohne Färbung

und Reactionen sind sie nicht von den Cyanophycinkörnern einerseits und körnigen Einschlüssen des Centralkörpers andererseits zu unterscheiden. Ja, auch gewissen Farbstoffen gegenüber, so z. B. bei schwacher Färbung mit saurem Hämatoxylin verhalten sie sich genau so wie körnige Bestandtheile des Centralkörpers und so erklärt sich auch, dass gerade mit Bezug auf diese Gebilde in der Literatur die denkbar grösste Verwirrung herrscht.

Die in dieser Arbeit als Schleimvacuolen bezeichneten Gebilde sind nur identisch mit den von Palla als Schleimkugeln bezeichneten[1]) und abgebildeten mit Methylenblau tief blau gefärbten Kugeln[2]). Wenn ich trotzdem nicht die Palla'sche Bezeichnung „Schleimkugeln" gebrauche, so geschieht dies aus zwei Gründen.

Einmal identificirt Palla seine Schleimkugeln mit den Schleimkugeln von Schmitz und ausserdem mit den „rothen Körnchen" von Bütschli und der „Centralsubstanz" von Zacharias. Alle drei Identificirungen sind ganz oder theilweise falsch. Die Gründe werde ich im folgenden noch näher darlegen.

Sodann liegt ein zweiter Grund, die Bezeichnung „Schleimkugeln" zu vermeiden, für mich in der Thatsache, dass unter diesem Namen nicht nur Theile des Centralkörpers, sondern auch die im Vorausgehenden scharf charakterisirten Eiweisskrystalloide beschrieben worden sind. So werden von Zimmermann[3]) als „Schleimkugeln" diejenigen Gebilde bezeichnet und für dieselben diejenigen Reactionen angegeben, welche Palla selbst für seine „Cyanophycinkörner" angiebt.

Was nun die Reactionen und Eigenschaften dieser Schleimvacuolen anlangt, so unterscheiden sie sich von den Eiweisskrystalloiden:

1. durch ihre intensiv blauschwarze Färbung mit Methylenblau und Methylviolett in lebenden Zellen,
2. durch ihre Nichtfärbbarkeit mit S-Fuchsin und Essigcarmin,
3. durch ihre rothe beziehungsweise rothviolette Tinction mit verd. saurem Hämatoxylin,
4. durch ihre Reaction mit Vanillinsalzsäure,
5. durch ihre Consistenz,
6. durch ihr Verhalten gegen Osmiumsäuregemische.

---

1) l. c., p. 532.

2) s. l. c. Taf. XXIV, Fig. 22, 18y. Taf. XXV, Eig. 37, 41 und 46.

3) Zimmermann, Botan. Mikrotechnik, p. 226 f.

Bei der Lebendfärbung mit 1 : 100000 Methylenblau fallen die Schleimkugeln dadurch besonders auf, dass sie sich sehr rasch und ausserordentlich stark mit dem Farbstoff tingiren. Dabei ist die Färbung genau so, wie dies Palla Fig. 18*y*, 22, 37 und 41 abbildet, dunkelmarineblau. Einen rothen Farbenton habe ich dabei niemals beobachten können. Mit Methylviolett färben sie sich in ganz der gleichen Weise, vielleicht noch etwas rascher, tief violett bis schwarzviolett. Der Centralkörper färbt sich in ersterer Lösung, wie dies Palla findet, völlig homogen hellblau und hebt sich scharf von der peripheren Partie ab, wie dies auch in Palla's Figuren zu Tage tritt. Nur geben dieselben leicht zu Missverständnissen insofern Veranlassung, als die tiefblau sich färbenden Schleimkugeln Palla's, wie auch aus dem Text hervorgeht[1]), stets ausserhalb des Centralkörpers liegen, in den Abbildungen aber durch die scharfe Contour der Längswände die Vorstellung von optischen Längsschnitten und somit von einer Lagerung derselben im Innern des Centralkörpers erweckt werden könnte.

In der That sind die Schleimvacuolen stets eine Bildung des peripheren Plasmas, wobei sie jedoch häufig die nächste Nähe des Centralkörpers bevorzugen, so dass sie denselben manchmal in dichtem Kranz umgeben.

Bei der Lebendfärbung mit Methylenblau bleiben die Eiweisskrystalloide völlig ungefärbt. Eine Verwechselung der beiden ist deshalb absolut unmöglich.

Dagegen zeichnen sich die Eiweisskrystalloide durch ihr intensives Speicherungsvermögen für S-Fuchsin und Essigcarmin aus, so dass an fixirtem und gefärbtem Material schliesslich alles mit Ausnahme der Krystalloide entfärbt werden kann. Aber sowohl mit S-Fuchsin als auch mit Essigcarmin bleibt dabei niemals eine Schleimvacuole gefärbt.

Während die Eiweisskrystalloide, wie Bütschli richtig bemerkt, sich durch Hämatoxylin nicht tingiren, färben sich die Schleimvacuolen mit verdünntem Hämatoxylin und zwar unter gewissen, später näher zu bezeichnenden Umständen mit einem röthlichen Ton.

Diese röthliche Färbung der Schleimvacuolen durch verdünntes Hämatoxylin und ihre häufige Lagerung in nächster Nähe dicht um den Centralkörper herum veranlassten Palla dazu, seine Schleimkugeln mit den „rothen Körnern“ von Bütschli völlig zu identi-

1) cfr. l. c., p. 526, 527, 535.

ficiren. Da Palla nun niemals innerhalb des Centralkörpers Schleimkugeln oder überhaupt andere körnige Bildungen gefunden hat, denselben vielmehr als ein nur von einer dünnen Umgrenzungsmembran umgebenes völlig homogenes und körnchenfreies Gebilde darstellt und auffasst, so glaubt er, dass auch die „rothen Körnchen“ Bütschli's sich nicht im, sondern auf dem Centralkörper befunden haben und glaubte die Bütschli'schen Zeichnungen auch dahin interpretiren zu dürfen, dass Bütschli sich bezüglich der Lage im Irrthum befände. Gegen dieses Vorgehen macht Bütschli in seiner neueren Schrift mit Recht Front.

Da nun Bütschli in seiner ersten Arbeit aufs bestimmteste versichert, dass seine „rothen Körnchen“ vorzugsweise innerhalb des Centralkörpers und zwar besonders häufig an seinem peripheren Theile, ausserdem aber auch allerdings ausserhalb desselben in der Rindenschicht vorkämen und absolut kein Grund vorliegt, diese Feststellung Bütschli's irgendwie in Zweifel zu ziehen, so scheint es mir sicher, dass Palla's „Schleimkugeln“ mit dem, was Bütschli unter dem Begriff der „rothen Körnchen“ zusammenfasst, nicht ohne weiteres identificirt werden dürfen.

Wenn überhaupt irgend welche Identität zwischen Palla's Schleimkugeln und den „rothen Körnchen“ Bütschli's besteht, dann kann es nur eine theilweise sein, nämlich eine Identität der Schleimkugeln mit dem ausserhalb des Centralkörpers liegenden Theile der „rothen Körnchen“. Bewahrheitet sich diese Annahme, dann müsste aber der Begriff der „rothen Körnchen“ Bütschli's überhaupt fallen, denn es wäre durch nichts gerechtfertigt, zwei durch Lage und sonstiges Verhalten durchaus verschiedene Dinge nur um ihres gleichen Verhaltens gegen gewisse Hämatoxylinlösungen willen unter demselben Namen und Begriff zusammenzufassen. Wie es damit steht, wird im Verlaufe noch näher dargelegt werden.

Von den Eiweisskrystallen unterscheiden sich die Schleimvacuolen des Weiteren durch ihr eigenthümliches Verhalten gegenüber Vanillin-Salzsäure. Eine Lösung von Vanillin in conc. Salzsäure löst selbstverständlich die Eiweisskrystalloide momentan ebenso wie reine conc. Salzsäure; schon oben wurde angeführt, dass bei dieser Lösung keine Färbung auftritt, ebenso wenig bei Anwendung von alkoholischer Vanillinlösung und nachheriger Einwirkung von Schwefelsäure. Dagegen treten die Schleimvacuolen bei Anwendung von Vanillin-Salzsäure auf frische Fäden von *Oscil-*

laria, Tolypothrix, Anabaena, Nostoc momentan ausserordentlich scharf und zunächst mit intensiv hellrother Farbe hervor, die später übergeht in das Violettroth eines mit Phloroglucinsalzsäure getränkten Fichtenspahns.

Bei dieser Reaction lässt sich mit Sicherheit feststellen, dass die Schleimvacuolen stets im peripheren Plasma und zwar häufig in unmittelbarer Nähe des Centralkörpers, aber stets ausserhalb desselben vorkommen; also vorzugsweise zwischen Centralkörper und der die Cyanoplasten führenden Plasmaschicht. Verhältnissmässig selten kommen Schleimvacuolen auch in dieser, häufiger dagegen an ihrer Aussenseite dicht unter der Zellwand vor.

Bekanntlich gilt Vanillin-Salzsäure als Reagens auf Phloroglucin und wird als eine Umkehrung der Holzreaction aufgefasst. Von diesem Gesichtspunkte aus müsste man eigentlich die Schleimvacuolen als Phloroglucinvacuolen auffassen oder doch denselben einen Gehalt an Phloroglucin beilegen. Wenn ich trotzdem glaube, von dieser Auffassung Abstand nehmen zu müssen, so ist dafür bestimmend das Verhalten gerade verschiedener Schleime höherer Pflanzen, z. B. des Schleims von *Fucus vesiculosus* u. a., das in neuerer Zeit eingehender im hiesigen Institut untersucht wurde, wobei sich herausstellte, dass es sich hier nicht um Phloroglucin, sondern um eiweissähnliche Schleimstoffe handle. Bekanntlich giebt ja auch Vanillin wie die meisten aromatischen Aldehyde nebst conc. Säuren eine Reaction mit Eiweisskörpern.

Schliesslich stimmt diese Auffassung auch mit ihrer Consistenz, durch die sie sich ebenfalls von den Eiweisskrystalloiden unterscheiden und die ganz den Charakter einer zähen Flüssigkeit oder einer weichen, schleimigen Masse hat.

E. Der Centralkörper und die Kernfrage.

Den wichtigsten Theil der Organisationsfrage der Phycochromaceenzelle bildet unstreitig die Kernfrage. Sie beansprucht nicht nur an und für sich ein hohes Interesse, weil mit ihrer Lösung in bejahendem Sinne auch gleichzeitig entschieden ist, dass es „kernlose“ Organismen aller Wahrscheinlichkeit nach überhaupt nicht giebt, sondern sie ist auch je nach ihrer Beantwortung für die richtige Bewerthung der modernen Vererbungs-Theorien von ausschlaggebendem Einfluss.

Sieht man von den völlig isolirt dastehenden Anschauungen von Zuckal und Hieronymus ab, so stimmen sämmtliche anderen Forscher, welche sich eingehender mit dem Bau der Cyanophyceenzellen beschäftigt haben, darin überein, dass als ein den Zellkernen höherer Pflanzen vergleichbares Gebilde allein der Centralkörper in Frage kommen kann. Wie aus dem ersten Theil dieser Arbeit hervorgeht, divergiren aber die einzelnen Anschauungen über die Natur und die Bedeutung des Centralkörpers unter einander sehr weit. Auf der einen Seite die völlige Negirung seiner Kernnatur, auf der anderen die Zuerkennung derselben und dazwischen alle denkbaren Anschauungen über den Grad seiner Verwandtschaft mit den Zellkernen höherer Pflanzen und die Möglichkeit, ihn als ein diesen vielleicht homologes in wesentlichen Eigenschaften aber doch abweichendes Gebilde aufzufassen.

Von neueren Forschern ist Bütschli jedenfalls derjenige, welcher am energischsten für die Kernnatur des Centralkörpers eintritt.

Da die Resultate meiner Untersuchung ebenfalls zu der Anschauung hinführen, die Centralkörper als echte Zellkerne anzuerkennen, die Methoden der Untersuchung sowie die Gründe für diese Anschauung aber völlig andere sind als diejenigen, welche für Bütschli bestimmend waren, so möchte ich hier nochmals die Gesichtspunkte voranstellen, welche Bütschli zur Begründung seiner Anschauung massgebend waren.

Nach Bütschli's Ueberzeugung besitzt der Kern höherer Pflanzen und Thiere eine wabige Structur. Diese Wabenstructur war sichtbar an Präparaten, welche mit sehr verdünntem Hämatoxylin vorsichtig gefärbt waren, wobei die Wabenwände in der blauen Farbe des alkalischen Hämatoxylins erschienen. In diesen Wabenwänden, die Bütschli mit dem Linin identificirt, fand er Körner verschiedener Grösse eingelagert, welche die rothe Farbe des sauren Hämatoxylins angenommen hatten und welche er für identisch mit den Chromatinkörnern hält. Bei der gleichen Tinctionsmethode zeigten nun die Centralkörper der Phycochromaceen und Bakterien ebenfalls einen wabigen Bau, wobei sich die peripher liegenden Waben derselben gegen den ebenfalls wabigen Bau der Rindenschicht deutlich absetzten. Den Wabenwänden des Centralkörpers — jedoch diesem nicht ausschliesslich — eingelagert fand Bütschli auch hier die sich mit Hämatoxylin roth tingirenden Körnchen.

Die structurellen Uebereinstimmungen im Aufbau der echten Kerne und der Centralkörper zusammengenommen mit dem ebenfalls beiden gemeinsamen, eigenthümlichen tinctionellen Verhalten bei Behandlung mit verd. Hämatoxylin sind also die Hauptgründe, welche Bütschli für die Kernnatur der Centralkörper geltend macht.

Nun sind aber über die feinere Structur des Kerngerüstes höherer Pflanzen und Thiere die Akten keineswegs geschlossen, es stehen sich vielmehr hier die verschiedensten Anschauungen gegenüber und neben Bütschli finden sich Forscher, welche für eine fibrilläre oder netzförmige oder granuläre Structur ebenso energisch eintreten wie Bütschli für seine Wabentheorie. Gerade auf botanischem Gebiete erfreut sich die Anschauung Bütschli's vom wabigen Bau des Kerns bisher keiner besonderen Anerkennung. Es ist wohl zweifellos, dass zwischen den Kernen verschiedener Objecte gewisse Verschiedenheiten auch structureller Art bestehen, kann man doch sogar innerhalb ein und derselben höheren Pflanze oft weitgehende morphologische Differenzen des Kerns zwischen den einzelnen Gewebszellen mit Rücksicht auf Chromatin-Reichthum und Vertheilung, Zahl der Nucleolen, Vorkommen von Krystalloiden und auf Chromophilie wahrnehmen! Und zwar zeigen gerade die ruhenden Kerne die weitgehendsten Differenzen. Aber selbst die Richtigkeit der Anschauung Bütschli's vom wabigen Aufbau der Kerne und der völligen Uebereinstimmung bezüglich der Structur des Kerngerüstes vorausgesetzt, erscheint es doch noch sehr fraglich, ob diese structurelle Uebereinstimmung überhaupt zur Identificirung eines Gebildes mit den Zellkernen höherer Pflanzen ohne weiteres herangezogen werden kann, denn diese Structur bildet ja nach seinen eigenen Anschauungen gar nichts für den Zellkern Besonderes und Eigenthümliches. Bekanntlich soll nach den Beobachtungen Bütschli's auch der gesammte Protoplasmakörper eine wabige Structur besitzen, und ebenso nimmt er auch für die periphere Rindenschicht der Phycochromaceen und Bakterien die gleiche Structur an.

Nicht besser als durch die Wabenstructur wird die Kernnatur des Centralkörpers durch die „rothen Körnchen“ gesichert.

Im kritisch - historischen Theil, sowie bei Besprechung der Schleimvacuolen wurde schon mehrfach darauf hingewiesen, dass gewichtige Gründe gegen ihre einheitliche Natur und gegen ihre Identität mit dem Chromatin der Zellkerne höherer Pflanzen sprechen.

Zunächst giebt Bütschli selbst an, dass die „rothen Körnchen“ nicht ausschliesslich auf den Centralkörper beschränkt seien, sondern auch im peripher liegenden Protoplasma sich mit Hämatoxylin völlig gleich färbende Körnchen vorfänden; er fand dann ferner, dass die „rothen Körnchen“ ausserdem auch bei Diatomeen, Flagellaten und Fadenalgen und zwar bei allen diesen Organismen im Körperplasma zerstreut sich fanden, ohne dass sie jedoch mit dem Kern in näherer Beziehung zu stehen schienen. In Farbe, Grösse und sonstiger Beschaffenheit stimmten sie aber mit denen der Schizophyten so vollständig überein, dass, wie er in seiner ersten Arbeit ausdrücklich sagt, an ihrer Identität mit den rothen Körnchen des Centralkörpers nicht der geringste Zweifel bestehen könne.

Unterstützt wird diese Anschauung freilich nicht durch eine zweite Thatsache, die Bütschli ebenfalls angiebt, nämlich durch den Umstand, dass die „rothen Körner“ nur und ausschliesslich nach Tödtung durch Antrocknen oder Fixiren mit Alkohol sichtbar zu machen waren, während nach Fixage mit Sublimat, Chromosmiumessigsäure, Osmiumsäure oder Pikrin-Schwefelsäure, also gerade den für die Fixirung und Färbung der chromatischen Kernbestandtheile besten Agentien, die „rothen Körnchen“ niemals zu finden waren. Ferner fand Bütschli, dass nach Verdauung mit Pepsinsalzsäure auch nicht ein einziges „rothes Körnchen“ mehr, weder bei *Oscillaria* noch bei *Chromatium*, sichtbar zu machen war; er lässt es aber dahingestellt, ob hier eine wirkliche Verdauung oder nur eine Verhinderung der charakteristischen Farben-Reaction vorliege.

Die experimentelle Entscheidung dieser Frage ist nun ziemlich überflüssig, denn die schwache Färbung mit Hämatoxylin stellt als „rothe Körnchen“ zwei ganz verschiedene Dinge unter diesen einen Begriff. Der Beweis dafür wird durch folgende Thatsachen geliefert.

Behandelt man Fäden von *Anabaena*, *Tolypothrix* oder *Gloiotrichia*, in welchen reichlich „rothe Körnchen“ im peripheren Plasma nachweisbar sind, mit Osmiumsäure oder mit Chromosmiumessigsäure längere Zeit, so erscheint der peripher liegende Theil der rothen Körnchen“ nunmehr tief schwarz, wogegen innerhalb des scharf hervortretenden Centralkörpers niemals eine Reduction der Osmiumsäure stattfindet. Hierbei beobachtet man häufig, dass die sich schwarz färbenden völlig abgerundeten Ge-

bilde sich zumeist dicht um den Centralkörper herum gruppiren, also in ganz gleicher Weise, wie dies schon für die Schleimvacuolen bei der Reaction mit Phlorogluciu geschildert wurde. Die Eiweisskrystalloide färben sich bei dieser Behandlung dagegen niemals schwarz. Es zeigen ausserdem Diatomeen und Chlorophyceen, welche hin und wieder in solchen Präparaten waren, ebenfalls intensiv geschwärzte, sehr verschieden grosse kugelige Gebilde, welche entweder in der Nähe des Kerns, oder wie bei vielen kleinen Diatomeen constant an den beiden Polen der Zellen lagen. Alle diese Gebilde nehmen die Farbe des sauren Hämatoxylins in gewöhnlichen Deckglastrockenpräparaten an. Ebensowenig wie der Centralkörper der untersuchten Spaltalgen hatte bei der Osmiumbehandlung der Kern und seine Chromatinkörnchen in den Diatomeen und grünen Algenzellen irgend welche schwarze Färbung angenommen.

Alle diese mit Osmium sich schwärzenden Gebilde sind vielleicht unter einander identisch, haben aber mit dem Chromatin der Zellkerne ausser der mehr oder weniger gelingenden Rothfärbung mit saurem Hämatoxylin auch nicht das mindeste gemeinsam.

Sehr leicht lässt sich dies auch noch durch ihr Verhalten bei der Lebendfärbung mit Methylenblau erweisen. Legt man Phycochromaceen-Material, von dem man sich überzeugt hat, dass es Bütschli'sche rothe Körnchen im peripheren Plasma enthält, in sehr verdünntes, etwa 1 : 100000 gelöstes Methylenblau, so beobachtet man die bekannte von Palla geschilderte Lebendfärbung des Centralkörpers; derselbe ist — wie dies auch Palla ausführt — anscheinend homogen, wenigstens lassen sich mit den gewöhnlichen optischen Apparaten keine den Farbstoff tragenden körnigen Gebilde entdecken. Es war dies auch der Grund, weshalb Palla dem Centralkörper jede körnige Structur absprach. Dagegen zeigt das periphere Plasma häufig grosse oder um den Centralkörper herumliegende kleine kugelige Gebilde, die intensiv dunkelblau oder schwarzblau, manchmal auch mit einem Stich ins Violette gefärbt sind, während der Centralkörper ein helles Himmelblau aufweist. Ebenso verhalten sich nun bei gleicher Behandlung die peripheren Gebilde der Diatomeen; auch sie erscheinen tief blauschwarz oder violettschwarz, ihr Kern dagegen ist nur wenig hellblau gefärbt. Da die polare Lagerung dieser Gebilde in den im Präparat vertheilten Diatomeen und die Gruppirung um den Centralkörper bei

Anabaena so ausserordentlich charakteristisch ist, so ist es zweifellos, dass man es immer mit denselben Gebilden zu thun hat.

Sie zeigen also einerseits, wie die „rothen Körnchen“ des Centralkörpers oder der Zellkerne die Rothfärbung mit saurem Hämatoxylin, andererseits aber unterscheiden sie sich von diesen durch ihr Verhalten gegen Osmiumsäure sowie Methylenblau und sind, wie aus ihren Lagenverhältnissen und ihrem sonstigen Verhalten hervorgeht, bei den Spaltalgen identisch mit den im obigen geschilderten Schleimvacuolen, deren Reactionen sie sämmtlich zeigen.

Die Eigenschaft, sich mit saurem Hämatoxylin roth zu färben, kommt also zweifellos sehr verschiedenen Zellbestandtheilen zu und die Bütschli'sche Methode erscheint deshalb nicht geeignet, den einwandsfreien Nachweis vom Vorkommen und der Vertheilung chromatischer Substanz in den Zellen der Phycochromaceen und Bakterien zu erbringen.

Vor allem aber muss der Begriff der „rothen Körnchen“ aus der Zellmorphologie der Schizophyten, weil mehrdeutig, entfernt werden, ehe er zu weiteren Missverständnissen und falschen Identificirungsversuchen führt. Ist der im Centralkörper liegende Theil der Bütschli'schen „rothen Körnchen“ mit dem Chromatin der Zellkerne höherer Pflanzen wirklich identisch — was jedoch nicht mit dem von Bütschli benutzten Hämatoxylintinctionsverfahren erwiesen werden kann — dann möge er auch ebenso bezeichnet werden.

Die Thatsache, dass über die feinere Structur des ruhenden Kernes, ob wabig, netzig oder körnig, auch für die Kerne höherer Organismen keine Einigung erzielt ist, zusammen genommen mit dem Nachweis, dass die Rothfärbung mit saurem Hämatoxylin kein Specificum der als Chromatin bezeichneten Kernsubstanz darstellt, ist nicht geeignet, die Anschauung Bütschli's von der Kernnatur des Centralkörpers in hinreichender Weise zu unterstützen.

Bei den oft weitgehenden Verschiedenheiten in der Structur ruhender Zellkerne versuchte ich im Gegensatz hierzu der Frage näher zu treten, inwiefern zwischen dem theilenden Centralkörper der Phycochromaceen und dem bekannten Verhalten der thierischen und pflanzlichen Zellkerne Vergleichspunkte aufzufinden seien. Denn gerade bei den theilenden Kernen bestehen sehr viel weitergehende Uebereinstimmungen; Uebereinstimmungen, welche bei höheren

Pflanzen und Thieren zu einer völligen Identität im Verlaufe und offenbar auch in der Mechanik des Kerntheilungsvorganges führen. Und so müssen naturgemäss Aehnlichkeiten, welche zwischen den Kerntheilungsvorgängen einerseits und der Theilung eines Gebildes, dessen Kernnatur fraglich erscheint, andererseits festgestellt werden, sehr viel bessere Kriterien abgeben. Ist es doch sicher, dass der Kernbegriff nicht von der Summe der morphologischen Theile des ruhenden Kernes, also von Membran, Gerüst mit Chromatinkörnchen, Kernsaft und Kernkörperchen gebildet wird, sondern es steckt darin ein gutes Theil seiner Entwickelungsgeschichte und seiner potentiellen Eigenschaften; der Kern ist eben vor allem ein selbstständiges, sich — und zwar im grossen und ganzen auf übereinstimmende Weise — selbst fortpflanzendes Organ der Zelle. Seine einzelnen Theile sind zu einem Ganzen, zu einer Grösse höherer Ordnung zusammengefügt und bilden eine physiologische Einheit ebenso gut, wie das selbstständig fühlende und handelnde thierische oder pflanzliche „In“dividuum, dessen Begriffsdefinition auch nicht mit der Summe seiner einzelnen Bausteine gegeben ist.

Ich habe deshalb vor allem mein Augenmerk auf die Centralkörper theilender Zellen gerichtet und mir die Frage vorgelegt, in welcher Weise die Theilung des Centralkörpers erfolge. Es war hierzu nothwendig, sich jederzeit am frischen Material vom Vorhandensein und von der Gestalt des Centralkörpers rasch orientiren zu können. Zu diesem Zweck leistet die von Zacharias angewandte angesäuerte Blutlaugensalzlösung gute Dienste. In vielen Fällen aber genügt schon ein einfaches Kochen der Fäden im Wassertropfen auf dem Objectträger, um die Centralkörper als homogene und scharf umschriebene Gebilde hervortreten zu lassen.

Noch besser aber fand ich eine Behandlung mit 5—10 % Formalinlösung und ganz besonders instructive und scharfe Bilder erhält man durch Eintragen der Fäden in conc. flüssige Carbolsäure; durch das starke Aufhellungsvermögen des Phenols leistet diese Behandlung insbesondere bei den dickfädigen Formen der Oscillariaceen und bei den mit Gallerthüllen versehenen Gloeocapsen gute Dienste.

An solchen Präparaten lässt sich feststellen, dass der Centralkörper keineswegs ein homogenes Gebilde ist, es lassen sich vielmehr in der matt ölartig glänzenden Grundmasse desselben körnige Gebilde von etwas höherem Lichtbrechungsvermögen in ziemlich grosser Anzahl beobachten. Es entsprechen diese Körnchen, wie

im folgenden noch näher dargelegt werden wird, den bei geeigneter Vorbehandlung am stärksten färbbaren Theilen des Centralkörpers.

Eine besonders scharfe Abgrenzung des Centralkörpers erhält man durch Behandlung von Phycochromaceen-Material mit gesättigter $MgSO_4$-Lösung[1]). Die Bilder, die man so bekommt, unterscheiden sich aber wesentlich vom Aussehen des mit Phenol behandelten Materials. Während mit diesem überall scharf umschriebene Körnchen im Centralkörper hervortreten, stellt der mit Magnesiumsulfat behandelte einen zwar äusserst scharf begrenzten, aber völlig homogenen körnchenfreien Körper dar. Die Wirkung der Magnesiumsulfatlösung auf die tinctionsfähigen Körnergebilde des Centralkörpers ist also dieselbe wie auf die Chromatinkörner des pflanzlichen Zellkerns, von dem ja bekannt ist, dass sie in gesättigter Magnesiumsulfatlösung löslich sind.

Auch bei *Gloeocapsa* treten die Centralkörper durch Magnesiumsulfatlösung in der beschriebenen Weise ausserordentlich scharf begrenzt hervor, nur musste die Dauer der Einwirkung eine mindestens achtundvierzigstündige sein.

In überaus instructiver Weise lässt sich an frischem Material der Centralkörper und der äussere Umriss seiner Theilungsstadien durch die mehrfach erwähnte Lebendfärbung derselben mit Hilfe von Methylenblau oder Methylviolettlösungen demonstriren. Nach Palla ist dabei die Färbung eine völlig diffuse. Ich kann jedoch gerade in diesem Punkte Palla nicht beistimmen und möchte deshalb mit einigen Worten darauf eingehen.

Bei Anwendung sehr verdünnter (1 : 100000) Lösungen, welche geeigneter als die von Palla verwandten 10fach concentrirteren sind, erscheint zunächst in der That der Centralkörper als scharf vom Plasma abgesetztes homogen gefärbtes Gebilde. Controllirt man jedoch nach einiger Zeit bei geöffneter Blende und, was für Methylenblau unbedingt nöthig ist, bei hellem Tageslicht mit den stärksten Ocularen und Apochromaten, so kann man mit unzweifelhafter Sicherheit feststellen, dass in einer gleichmässig schwach hellblauen Grundmasse intensiver blau gefärbte runde Körperchen eingebettet sind. In Zellen von *Anabaena* und *Nostoc humifusum*, welche in Theilung begriffen waren, und deren Centralkörper langgestreckt mit bisquitförmiger Einschnürung versehen war, beschränk-

1) Es kam hier immer mit Chloroform versetzte gesättigte Magnesiumsulfatlösung zur Verwendung.

ten sich die stärker gefärbten Körperchen ausschliesslich auf die beiden kugeligen Enden des hantelförmigen Centralkörpers, während der Griff der Hantel ein völlig gleichmässig gefärbtes Verbindungsstück darstellte. In solchen Präparaten konnte bei *Anabaena* mit Methylviolettlebendfärbung in diesem Verbindungsstück mehrfach eine streifige Structur festgestellt werden, stets war jedoch das ganze Mittelstück vollkommen frei von sich färbenden Körnchen. Von den Durchschnürungen der Kerne höherer Pflanzen, mit denen in solchen Präparaten die Theilungen des Centralkörpers eine allerdings nur oberflächliche Aehnlichkeit hatten, unterschieden sie sich durch diese körnchenfreie streifige Zone und die polare Lagerung der Körner ohne weiteres.

Einen tieferen Einblick in die Theilungsvorgänge des Centralkörpers kann man durch die geschilderte Methode freilich nicht gewinnen. Es sind vielmehr dazu die Methoden der modernen Fixirungs- und Färbetechnik durchaus nothwendig. Es stellen sich dabei aber eine Reihe von Schwierigkeiten ein, die einestheils in der so ausserordentlich schweren Durchlässigkeit der Schleim- und Gallerthüllen sowie der vergallerteten Scheiden für Farbstofflösungen bestehen — wodurch man in gewissen Fällen sogar in der Auswahl seines Untersuchungsmaterials beschränkt ist — andererseits aber auf dem eigenthümlichen Farbspeicherungsvermögen des gesammten Zellinhaltes beruhen, dessen einzelne Theile sich bei Behandlung mit concentrirten Farblösungen nahezu gleich intensiv färbten, und den einmal aufgenommenen Farbstoff auch differenzirenden Mitteln gegenüber ziemlich gleich kräftig zurückhielten. Vor allem war es nothwendig, geeignete Methoden zu finden, die Theilungsstadien des Centralkörpers in einer Weise zu fixiren, dass dabei ihr Aufnahmevermögen für Farbstoffe keine Einbusse erlitt, sodann aber in dem so vorbereiteten Material womöglich eine isolirte Färbung des Centralkörpers und seiner Theilungen zu versuchen.

Die dabei gewonnenen Erfahrungen seien vorangestellt als:

Technische Vorbemerkungen.

1. Das Untersuchungs-Material. Nicht alle Phycochromaceen eignen sich zum Studium des Centralkörpers sowie seiner Theilungszustände gleich gut. Schon oben wurde darauf aufmerksam gemacht, dass starke Gallertbildung eine Anwendung

solchen Materials für gewisse Färbemethoden ausschliesse. Sodann eignen sich, abgesehen hiervon, gewisse Formen schon wegen der Dimensionen ihrer Zellen weniger gut als andere. Es gilt dies beispielsweise ganz besonders für die dickfädigen Oscillarien, deren niedere Zellen geldrollenförmig aneinander gereiht sind.

Obwohl hier die Centralkörper gross und wohlausgebildet sind, lassen sie sich doch durch ihre der Form der Zelle angepasste linsenförmige Gestalt in ihren Veränderungen während des Theilungsprocesses schlecht verfolgen. Unter all dem Material, welches ich im Laufe der letzten Jahre zu untersuchen Gelegenheit hatte, erwiesen sich die durch schwache Gallertbildung ausgezeichneten Formen der Nostochineen für das Studium am geeignetsten. Speciell waren es die wasserblüthigen und unter diesen ganz besonders *Anabaena*, welche sich als das vorzüglichste Material zur Untersuchung der Centralkörper sowie ihrer Bedeutung für die Phycochromaceenzelle stets bewährte.

Der hauptsächlichste Theil dieser Untersuchung ist deshalb auch mit einer *Anabaena* und zwar mit *Anabaena torulosa* ausgeführt, die jedes Jahr in ungeheuren Quantitäten im Aquarium des hiesigen botanischen Gartens auftritt, so dass sie in Kübeln abgeschöpft werden muss[1]). *Anabaena torulosa* vereinigt mit einer leichten Fixirbarkeit und Färbbarkeit, welche durch den Mangel einer dickeren Gallerthülle ermöglicht ist, den Vortheil, dass erstens die Fäden eine ganz aussergewöhnliche Theilungsintensität zur Zeit des Wachsthumsoptimums besitzen, dass zweitens theilende Zellen leicht an der Grösse und in fortgeschrittenem Stadium an der 8förmigen Einschnürung erkannt werden können und dass drittens die ganze Theilungsfigur ausserordentlich übersichtlich ist, weil Längendurchmesser der Zelle und Theilungsachse zusammenfallen. Dazu kommt noch als ein sehr wesentlicher Punkt, dass die einzelnen Zellen, abgesehen von den Heterocysten und den Endzellen unter sich mit Bezug auf die Sporenbildung gleichwerthig sind, sodass diese sämmtlichen Zellen befähigt sind, in Dauerzellen überzugehen.

1) Dies förmlich explosionsartige Auftreten wiederholt sich jedes Jahr zu genau derselben Zeit, und es liegt hier offenbar eine übrigens auch, wie schon oben ausgeführt, für andere Phycochromaceen zu beobachtende Periodicität der Vegetation vor. Die Wachsthums- und die Theilungsenergie ist während dieser Zeit so gross, dass in wenigen Tagen die gesammte Wasserfläche des Bassins von einer festen Algendecke überzogen ist.



Es wurden aber selbstverständlich auch noch andere Phycochromaceen in den Kreis der Untersuchung mit einbezogen.

2. Die Fixirungsmethoden. Einige Vorversuche mit *Anabaena torulosa* hatten ergeben, dass die Centralkörper nach der Behandlung mit den gewöhnlichen Fixirmitteln, wie solche in der Mikrotechnik zur Fixirung der Zellkerne und Kerntheilungen Verwendung finden, ganz ausserordentliche Verschiedenheiten bezüglich des nachherigen Tinctionsvermögens aufweisen. Einzelne hatten die Farbstoffaufnahme leidlich gut erhalten, während an demselben Material, das nach einer andern Methode fixirt war, mit demselben Färbeverfahren überhaupt keine distincte Färbung zu erzielen war. Der Einfluss des Fixirmittels auf die Färbbarkeit ist bei den Centralkörpern der Phycochromaceen so gross, wie ich ihn für keinen Zellbestandtheil höherer Pflanzen kenne, und ich möchte zur Illustration des Gesagten nur die eine Thatsache anführen, dass ich später im Verlaufe der Untersuchung auf Grund einer mikroskopischen Betrachtung der nach gleicher Methode gefärbten Präparate imstande war, aus der verschiedenen Intensität der Färbung die Fixagen der einzelnen Präparate zu errathen. Diese Vorversuche waren aber insofern für mich von grossem Werth, als sie die Vorbedingung für die Lösung der ganzen Kernfrage auf dem mikrotechnischen Gebiet präcisirten, und als ich durch sie veranlasst wurde mein Hauptaugenmerk in erster Linie auf die Auffindung geeigneter Fixirungsmethoden zu richten. Die Erfahrungen, welche ich mit den bisher bekannten und bei thierischen und pflanzlichen Zellkernen angewandten Fixirungsmitteln machte, lassen mich jetzt vermuthen, dass alle seitherigen Misserfolge in dem Nachweis eines echten Zellkerns bei den Schizophyten in allererster Linie auf dem Fehlen einer geeigneten Fixirungsmethode beruhten.

Es hat sich nämlich ergeben, dass für die im übrigen die schärfsten Tinctionen des Centralkörpers zulassenden Hämatoxylinfärbungen keine der bekannten Fixirungsmethoden wirklich geeignet war, dass insbesondere Fixirung mit allen starken Oxydationsmitteln wie Pikrinsäure, Chromsäure, Osmiumsäure, Salpetersäure oder ihren Gemischen eine nacherige differenzielle Färbung durchaus verhinderten [1]).

1) Vergleichende Versuche über die tinctionsfähigsten und vollständigsten Fixagen bei Phycochromaceen habe ich mit folgenden Mitteln angestellt: Sublimat, wässrig und alkoholisch; Sublimat und Pikrinsäure; Sublimat und Eisessig; Pikrin und Salpetersäure; Sublimat und Pikrinsäure und Salpetersäure und Eisessig; Chromsäure und

Diese Umstände veranlassten mich zu einem Versuch, Zellkerne höherer Pflanzen mit energisch wirkenden Reductionsmitteln zu fixiren. Die Versuche ergaben überraschend günstige Resultate. Solche Zellkerne waren nicht nur in ihrem chromatischen Theil viel tinctionsfähiger, sondern auch die sog. achromatischen Theile konnten jetzt leichter zur Darstellung gebracht werden. Insbesondere waren es die Kerntheilungsfiguren, welche durch diese Methoden äusserst scharf und tinctionsfähig fixirt wurden.

Ich habe nach verschiedenen Versuchen mit folgenden Gemischen fixirt:

A. Schwefligsäure-Alkohol:

gesättigte wässerige Schwefligsäurelösung 7 Vol. Theile
94 % Alkohol . . . . 93 „ „

werden vor dem Gebrauch gemischt.

Nach 12—24 Stunden wird mit Alkohol ausgewaschen. Enthalten die Fäden viel Kalk, was an der Abscheidung von schwefligsaurem Kalk bemerkbar ist, so muss mit fliessendem Wasser gewaschen werden. In solchen Fällen habe ich zuweilen mit einem Schwefligsäure-Wassergemisch (5 % gesätt. SO_2-Lösung, 95 % dest. Wasser) fixirt.

B. Formalin-Alkohol:

40 % Formalin . . . . 5 %
94 % Alkohol . . . . 95 „

Auswaschen mit 50 % Alkohol.

Auch diese Methode liefert für gewisse Zwecke gute Resultate, welche jedoch die der Schwefligsäure-Fixage für Hämatoxylintinctionen nicht erreichen. Der Schwefligsäure-Alkohol ist das einzige Fixirmittel, mit dem eine scharfe Tinction der Kerntheilungen bei den Spaltalgen zu erzielen ist.

3. Herstellung der Präparate: Nach dem Fixiren und Waschen wurde das Material in folgender Weise weiterbehandelt. Die meisten stark vergallerteten oder in dichten Colonien zusammensitzenden Formen wurden, in Paraffin eingebettet, in 3—5 μ dicke

---

Sublimat und Eisessig; Chromsäure und Osmiumsäure und Eisessig (Flemming); Osmiumsäure und Platinchlorid und Essigsäure (Hermann); Chromsäure und Ameisensäure (Rabl); Jodwasser; kochendem Wasser (1 Minute nachher Alkohol).

Schnitte zerlegt, die mit Wasser auf dem Deckglas gestreckt und aufgeklebt wurden. Bei der Einbettung tritt leicht Schrumpfung ein, die aber vermieden werden kann, wenn zwischen Alkohol und Xylol oder Chloroform Anilin oder Bergamottöl eingeschaltet wird.

Ausser den Mikrotomschnitten lieferte aber eine zweite Methode sehr gute Präparate, sie seien kurz als „Quetschpräparate“ bezeichnet. Aus dem fixirten in Alkohol befindlichen Material wurde der Alkohol mit ausgekochtem dest. Wasser auf dem Filter ausgewaschen und nun stecknadelkopfgrosse Stückchen des Algenschleims mit einem kleinen Tröpfchen ausgekochten dest. Wassers auf ein ganz reines Deckglas gebracht, mit einem zweiten bedeckt und leicht gequetscht, bis die Fäden sich gleichmässig auseinandergelegt hatten. Die so beschickten Deckglaspaare wurden in einer Schaale aufeinandergelegt, mit einem kleinen Gewicht beschwert und einen Tag unter 50proc., dann unter 75proc. und 94proc. Alkohol gesetzt. Nach einigen Tagen sind die Fäden an den Deckgläschen festgeklebt, die Deckglaspaare werden mit einer Lancettnadel auseinandergesprengt und unter einem Gemisch von 2 Theilen absol. Alkohol, 1 Theil Glycerin, 1 Theil Wasser aufbewahrt.

Als dritte Präparationsweise kam z. B. bei *Chroococcus* und *Merismopoedia* das Antrocknen des in Wasser zurückübertragenen fixirten Alkoholmaterials an Deckgläschen ähnlich der bekannten Bakterienmethode und Aufbewahrung in obiger Mischung in Anwendung.

Das Verhalten des fixirten Centralkörpers gegen Farbstoffe: Fuchsin, Safranin, Gentianaviolett färben den Centralkörper des fixirten Materials nur schlecht, wogegen mit Methylgrün, Jodgrün sowie Methylenblau gute Färbung zu erzielen ist. Zur Untersuchung seiner Structur jedoch können diese Methoden nicht Verwendung finden. Dagegen erreicht man mit folgenden Methoden eine scharfe Färbung der Centralkörper.

Methode I. Fixage mit SO_2-Alkohol (event. Formalin-Alkohol).

Stammlösung: krystall. Ammoniakalaun . 75
Wasser 750

werden gelöst und sodann eine Mischung von

Glycerin 125
Alkohol 100
gesätt. alkohol. Hämatoxylinlösung 25

zugefügt. Die Lösung muss im Becherglas nur mit Filterpapier verschlossen mehrere Wochen am Licht ausreifen.

Gefärbt wird durch 24 Stunden mit einer Mischung, welche durch Verdünnen von 10 Theilen der obigen Stammlösung mit 100—200 Theilen einer 1proc. wässerigen Formalinlösung frisch bereitet ist. Nach 24 Stunden wird mit fliessendem Leitungswasser mindestens eine Stunde gewaschen, da erst hierdurch der eigentliche Farblack sich bildet.

Die Präparate sind dann ausserordentlich stark überfärbt und werden einzeln in folgender Mischung differenzirt:

gesättigt alkohol. Pikrinsäurelösung . 1 Vol.
Wasser . . . . 1 „
Alkohol (94%) . . . . 2 „

Die Differenzirung dauert nur wenige Secunden, selten Minuten; und muss wiederholt nach Abspülen in 75% Alkohol mikroskopisch controllirt werden. Sind die Präparate zu stark entfärbt, so kann durch Abspülen mit einer Ammoncarbonatlösung (1‰ in 30% Alkohol) corrigirt werden.

Statt der Pikrinsäurelösung kann man auch eine 1‰ Salzsäurelösung in 60% Alkohol zur Differenzirung benutzen. Nach der Differenzirung kommen die noch röthlichen Präparate mindestens eine Stunde unter die Wasserleitung, sie gehen hier wieder zur blauen Farbe zurück, dann durch 50, 75, 94% in absoluten Alkohol, Toluol, Dammar (Toluollösung!).

Methode II: Dieselbe lehnt sich an die Heidenhain'sche Eisenlackmethode an:

SO_2 Alkohol-Fixage Bedingung.

Die Präparate kommen 2—4 Stunden in 1½% Eisenammonalaunlösung als Beize, hieraus ohne Abspülen in die

Formhämatoxylinlösung.

1,0 g krystall. Hämatoxylin,
200 „ dest. Wasser,
4 ccm Formalin (Schütteln, Filtriren).

Mindestens 24 Stunden, sodann 1 Stunde in fliessendem Leitungswasser waschen. Der auf dem Deckglas festsitzende Niederschlag wird durch mehrmaliges Eintauchen in den obigen 1‰ HCl-Alkohol entfernt und die Differenzirung mit 0,5% Eisenammonalaunlösung oder direct mit dem Salzsäure-Alkohol oder Pikrinsäure-

Alkohol vollendet. Hierauf folgt abermaliges Waschen unter Leitungswasser und Einschluss wie oben. Den richtigen Differenzirungsgrad zu erreichen, ist bei dieser Färbung der Spaltalgen die Hauptschwierigkeit, da die Differenzirung oft mit einem Male ganz plötzlich vor sich geht.

Kern und Kerntheilung bei *Anabaena torulosa*

Färbt man Präparate von *Anabaena torulosa*, welche mit Chromsäure, Pikrinsäure, Platinchlorid, Osmiumsäure, Jod, Sublimat oder den bekannten Fixage-Recepten fixirt wurden, mit Delafield- oder Böhmer'schem Hämatoxylin oder auch mit der Heidenhain'schen Methode, so ist es nicht möglich, das Verhalten desjenigen Gebildes, welches als Centralkörper bei den Spaltalgen bezeichnet wird, während der Theilung der Zelle genauer zu verfolgen; den besten Beweis dafür liefern ja die Tafeln derjenigen Autoren, welche sich seither mit dem Gegenstande beschäftigt haben. Wo überhaupt eine Ansicht ausgesprochen wird, da besteht sie meistens in der Annahme, dass die Zelle und ihr Centralkörper in die Länge wachsen und nun durch die sich ringförmig an der inneren Zellwandseite ansetzende Tochterzellwand zunächst eingeschnürt und nachher rein passiv durchgetheilt werde.

Anders, wenn man mit SO_2 fixirtes Material von *Anabaena* nach einer der oben angegebenen Methoden färbt. In jeder Zelle mit Ausnahme der Heterocysten findet man einen Centralkörper, niemals kommt es vor, dass eine Zelle keinen solchen besitzt. In den Präparaten lassen sich mit Leichtigkeit Zellen finden, welche in Theilung begriffen sind; man erkennt solche zunächst an ihrer Längsstreckung, die das $1\frac{1}{2}$fache bis $1\frac{3}{4}$fache der gewöhnlichen isodiametrischen Zellen beträgt. An solchen Zellen kann man nun mit Hilfe dieser Färbemethoden beobachten, dass die polare Auseinanderweichung der chromatischen Elemente des Centralkörpers und die Gruppirung zu zwei neuen Centralkörpern zu einer Zeit einsetzt, wo die Tochterwand noch nicht als Ringleiste angelegt ist, dass also die Theilung des Centralkörpers unabhängig von der Durchtrennung der Zelle durch die Tochterwand vor sich geht, dass sie der Zelltheilung vorausgeht und einen selbstständigen Theilungsprocess darstellt. In dieser Beziehung verhält sich also der Centralkörper genau wie etwa der Kern bei *Spirogyra*. Die Aehnlichkeit zwischen dem Theilungsvorgang des

Centralkörpers und den Kerntheilungen geht aber noch viel weiter, sie ist nicht eine rein äusserliche, sondern in den wesentlichen Punkten völlig gleich. Die Vermehrung der färbbaren Substanz des Centralkörpers während der ersten Theilungsphasen, die polare Auseinanderbewegung derselben in einer in die Achse des Zellfadens eingestellten Spindelachse, die Zusammenlagerung der chromatischen Theile an den Polen dieser streifigen Verbindungsschicht, die allmähliche Durchtrennung derselben durch die wachsende Zellwand, wobei in der Scheidewand an dieser Stelle ein Tüpfelkanal zurückbleibt, sind in der Hauptsache die charakteristischen Umlagerungen, welche die einzelnen Theile des Centralkörpers bei der Theilung ausführen, und in dieser Uebereinstimmung zwischen Centralkörpertheilung und Zellkerntheilung in den wesentlichsten Punkten liegt der sicherste Beweis für die Zellkernnatur des Centralkörpers der Spaltalgen, den ich im folgenden auch dementsprechend bezeichnen will.

Was den Bau des ruhenden Kernes von *Anabaena* anlangt, so ist es bei der Theilungsintensität der Fäden nicht leicht, sich über denselben zu informiren, besonders da in den Sporen durch die massenhafte Anhäufung von Eiweisskrystallen besondere Verhältnisse vorliegen und der Sporenkern nicht als Typus des ruhenden Kerns betrachtet werden kann.

Ein in kräftigem Wachsthum befindlicher Faden besitzt eigentlich ruhende Zellen vielleicht überhaupt nicht, denn direct nach einer vollendeten Theilung fängt die Zelle an sich wiederum zu strecken, um sodann zu einer neuen Theilung zu schreiten. Nimmt man aber eine Zelle, welche eben erst eine Theilung vollendet und sich noch nicht wieder gestreckt hat, als Ausgangspunkt an, so zeigen Präparate, welche nach Methode I und Pikrinsäuredifferenzirung behandelt sind, folgende Verhältnisse. Inmitten der runden Zellen befinden sich scharf abgesetzt gegen das fast völlig entfärbte Rindenplasma nur wenig gefärbte blass hellblaue Gerüste, denen tief blau oder violett gefärbte Körnchen eingelagert sind. Ob die Gerüste als Wabenwände im Sinne Bütschli's zu deuten sind, möchte ich dahingestellt sein lassen. Dagegen muss ich hervorheben, dass ich häufig von ruhenden Kernen Bilder gesehen habe, welche mit den von Bütschli beschriebenen und wiedergegebenen ausserordentlich übereinstimmen und welche auch mir die Annahme einer wabigen Structur nahe legten. Ich konnte mich aber andererseits von allseitig abgeschlossenen und durch die Gerüste begrenzten Hohl-

räumen nicht mit Sicherheit überzeugen, sodass ich eher eine faserig-netzige Structur, die sich in verschiedenen Ebenen trifft, und wie sie auch die meisten Zellkerne zeigen, annehmen möchte. Nach aussen ist der Zellkern nicht durch eine färbbare Membran abgegrenzt. Ob eine solche vorhanden ist, wofür die Versuche am lebenden mit Magnesiumsulfat behandelten Material durch die runde und scharfe Begrenzung sowie die Abgrenzung der Methylenblaulebendfärbung ja sprechen, lässt sich durch die Färbeversuche nicht feststellen. Wohl aber zeigten die Präparate aufs allerdeutlichste, dass die Balken des Gerüstes niemals in das periphere Plasma und die Chromatophorenschicht hinausdrangen, sondern alle genau an einer durch einen kugelförmigen Umriss gegebenen scharfen Grenzlinie endigten; es ist das also ein Gebilde, wie es entstehen müsste, wenn man sich an einem gerüstförmig gebauten Zellkern einer höheren Pflanze die Kernmembran wegdenkt. Die gerüstförmig zusammenhängenden Lininfäden würden dann auch alle nach aussen bis zu einer Kugelperipherie gehen, ohne dass aber ihre Enden durch die Kernwand verbunden werden.

Für die Untersuchung des ruhenden Kernes und seiner Körnchen eignen sich auch Fixage mit 2 % Sublimat und Färbung mit conc. Methylenblau, Nachfärbung mit verdünntem wässrigen Vesuvin und Differenzirung durch Alkohol. Nach dieser Methode färben sich die Eiweisskrystalle niemals, auch quellen sie nicht; sie liegen, falls sie vorhanden sind, ungefärbt durchweg peripher, während die Farbe aufnehmenden Körnchen des Kernes intensiv tingirt sind und central liegen. Dass die beiden Körnerarten in der That gar nichts mit einander zu thun haben, geht auch hieraus wiederum, sowie aus Doppelfärbungen hervor, die unten beschrieben sind.

Stimmen die ruhenden Kerne von *Anabaena torulosa* bezüglich des Vorkommens und der Anordnung der färbbaren Substanz mit den Zellkernen höherer Pflanzen ziemlich gut überein, so unterscheiden sie sich doch von diesen neben dem Fehlen einer Kernmembran durch die Abwesenheit von Nucleolen.

Weder bei Behandlung von Sublimatmaterial mit Orange-G. und Nachfärben mit Hämatoxylin, eine Methode, die sonst bei Kernen höherer Pflanzen die Nucleolen sehr different färbt, noch in nach anderen Methoden fixirten Zellen konnten in dem Kern derselben nucleolenartige Gebilde gefunden werden. Ebenso war es nicht möglich, mit Hilfe von Farbgemischen, welche ja sonst bei der Unterscheidung von Chromatinkugeln und Nucleolen sichere

Resultate geben, Nucleolen aufzufinden. Die körnigen Einschlüsse des ruhenden Kernes bei *Anabaena* erwiesen sich stets untereinander völlig gleichartig. Als Farbgemische verwandte ich zuerst Fuchsin und Jodgrün. Bei Behandlung von Sublimatmaterial fällt sofort die äuserordentlich starke Cyanophilie der kleinen Körnchen auf, eine Eigenschaft, welche sie wiederum mit dem Chromatin der Zellkerne höherer Pflanzen theilen.

Auch aus anderen Farbmischungen speichern sie begierig und ausschliesslich den blauen Farbstoff, so aus einem sehr verdünnten Gemisch von Carbol-Fuchsin und Methylenblau. Am besten eignet sich ein Gemisch von 10 Tropfen Carbolfuchsin und 7 Tropfen Löffler'schem Methylenblau auf 200 ccm Wasser. Die Differenzirung wird durch Alkohol und Nelkenöl vorgenommen. Es färben sich dann die Eiweisskrystalle nicht mit, sondern nur das rindenständige Protoplasma und zwar intensiv roth, während die Kerne sich rein cyanophil verhalten. Andere als cyanophile Körnchen kommen im ruhenden Kern niemals vor.

Es fragt sich nun, welche Deutung den mit den Hämatoxylin-Methoden, sowie mit anderen blauen und violetten Farbstoffen so intensiv färbbaren kleinen Körnchen im Kern gegeben werden muss, und ob hier eine Substanz vorliegt, welche auch in ihren sonstigen chemischen und morphologischen Verhältnissen mit dem Chromatin der Zellkerne höherer Pflanzen und Thiere übereinstimmt. Zunächst ergaben Verdauungsversuche, welche in der schon oben ausgeführten Weise angestellt wurden, dass der Sitz des nicht verdaulichen Nucleïns ausschliesslich im Centralkörper, also im Kern sich befindet. Dabei zeigten gerade theilende Kerne von *Anabaena* eine besondere Widerstandsfähigkeit gegen die Wirkung des künstlichen Magensaftes. Phot. 4 zeigt einige Fäden von *Anabaena*, die der Verdauung unterworfen waren; zunächst lässt sich feststellen, dass in allen Zellen mit Ausnahme der Heterocysten *h* sich ein unverdauter kugeliger Rest des Kernes vorfindet. Es stimmt also das Verdauungsresultat überein mit den Ergebnissen, welche sowohl Lebendfärbung mit Methylenblau als Färbung mit Methylenblaufuchsin, Fuchsinjodgrün oder der Formhämatoxylin-Eisenlack-Methode[1]) zeigten, wonach in entwickelten Heterocysten kein Zellkern mehr vorhanden ist.

1) In diesem Falle muss statt mit HCl Alkohol oder Eisenammonalaun mit dem für Meth. I angegebenen Pikrinsäure-Alkohol differenzirt werden (cf. Phot. 9 und Erklärung).



Die nucleïnhaltigen Reste des Kernes der in Theilung begriffenen Zellen sind durch schmale Fäden miteinander verbunden und zeigen noch sehr wohl die charakteristische nur ein wenig geschrumpfte Figur des theilenden Centralkörpers bezw. Kernes. Die periphere Rindenschicht verhält sich bei der Verdauung ebenso wie das mit Chromatophoren versehene Protoplasma höherer Pflanzen, worauf schon bei der Verdauung der Eiweisskrystalle hingewiesen wurde. Wie bei diesen ist auch bei der Rindenschicht der Phycochromaceen ein mehr oder minder grosser Antheil in Pepsin-Salzsäure unlöslich und bleibt bei der Verdauung zurück. Durch den starken Substanzverlust sinkt dann die Rindenschicht etwas in ihren einzelnen Theilen zusammen, entfernt sich dadurch von der Zellwand und lagert sich den bedeutenden Resten des Kernes an. Das gleiche dürfte auch wohl bei Kernen höherer Pflanzen der Fall sein und es ist deshalb erklärlich, wie Deinega bei Verdauungsversuchen an *Spirogyra* zu seinen schon p. 250 erwähnten höchst absonderlichen Anschauungen gelangen konnte. Zu einer kritischen Controle der Pepsin-Salzsäure-Wirkung hätte Deinega wohl kaum ein ungeeigneteres und in jeder Beziehung weniger mit dem Cyanophyceenprotoplast vergleichbares Object finden können, denn hier muss ja bei weitgehender Herauslösung einzelner Theile aus dem Protoplasma einerseits und aus dem fehlenden Halt der turgorlosen, grossen, bei der Verdauung collabirenden Zellsafträume andererseits ein völliges Zusammenstürzen des Zellinhaltes mit Nothwendigkeit erfolgen; ganz abgesehen davon, dass gerade *Spirogyra* bezüglich der Vertheilung des Chromatins bezw. Nucleïns bekanntlich höchst abnorme und auch noch keineswegs geklärte Verhältnisse aufweist.

Noch schönere Resultate ergaben vorsichtige Verdauungsversuche an *Oscillaria*, die hier auch gleich Erwähnung finden sollen. Wie an Phot. 5 zu sehen ist, das einen in Pepsin-Salzsäure verdauten Faden darstellt, ist die nunmehr völlig homogene und stark ausgelaugte periphere Rindenschicht nur wenig von der Wand zurückgelöst und ganz deutlich zu beobachten, während der Kern mitsammt seinen körnigen Bestandtheilen äusserst scharf hervortritt und den charakteristischen „Nucleïnglanz" zeigt; diese enormen Unterschiede im Lichtbrechungsvermögen erlauben die photographische Aufnahme ohne jede Färbung oder Präparation direct in der Verdauungsflüssigkeit. An solchen Präparaten kann man mit der Hämatoxylinmethode auch noch nach der Verdauung die chromatische Substanz, welche ungefärbt den Nucleïnglanz zeigt, zur Darstellung bringen.

Nicht nur im tinctionellen, sondern auch im Verhalten gegen Magensaft findet also die Identificirung der körnigen Centralkörpereinschlüsse mit dem „Chromatin" ihre Bestätigung. Im übrigen lege ich die Entscheidung, ob ein Gebilde als Zellkern oder Theil desselben anzusehen sei, nicht allein und ausschliesslich auf den Ausfall der Verdauungsversuche, wie ich schon früher bemerkt habe. Das charakteristische und ausschlaggebende ist vielmehr zu suchen in der

Theilung des Kernes: Zur Zeit des Vegetationsoptimums findet man bei *Anabaena* die grössere Anzahl der Zellen eines Fadens in Theilung begriffen; sie sind, wie schon bemerkt, leicht als solche daran zu erkennen, dass sie gewöhnlich länger sind, als die nicht theilenden. In den mittleren Stadien des Theilungsprocesses beträgt ihr Längsdurchmesser etwa das $1\frac{1}{2}$fache der nicht theilenden Zellen.

Mit schwefliger Säure in der oben angegebenen Weise fixirtes und nach der Formhämatoxylin-Eisenlack-Methode gefärbtes Material zeigt nun folgende Verhältnisse des Centralkörpers theilender Zellen. In den im Theilungsprocess am weitesten fortgeschrittenen Zellen, wenn die elliptisch gestreckten Zellen ungefähr das $1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$fache des Längsdurchmessers der ruhenden Zellen zeigen, sitzt an der Mutterzellwand die diaphragmaartige Querwand an; sie wächst succedan in der späteren Theilungsebene vor. In diesem Stadium pflegt häufig, wenigstens in den Endphasen eine ringförmige Einschnürung am Aequator der Zelle aufzutreten, welche sie so bisquitförmig erscheinen lässt (Phot. 6*a*).

Nach Methode II behandelte Präparate zeigen, dass in diesem Stadium die Theilung des Centralkörpers resp. Kernes in zwei Tochterkerne schon erfolgt ist. Die beiden Tochterkerne liegen — es ist das für die Beurtheilung und Gleichsetzung mit der Mitose von Wichtigkeit — in den Brennpunkten des annähernd elliptischen Zellkörpers. Beide sind gleich weit vom Aequator der Theilungsfigur entfernt (Phot. 6*a*). Die beiden Tochterkerne sind in fortgeschritteneren Stadien dicht knäuelig, von den kleinen isolirten Chromatinkörnchen, wie sie im ruhenden Kern so leicht sichtbar gemacht werden können, ist nichts zu beobachten. Die Chromatinkörnchen treten als isolirte Gebilde bei *Anabaena* vielmehr erst in Stadien der Zelltheilung wiederum auf, bei welchen die trennende Zellwand schon völlig ausgebildet ist und die Tochterzellen gegeneinander abgerundet sind. Man kann sich davon in besonders

schöner Weise auch an gelungenen Methylenblau-Fuchsin-Präparaten überzeugen, die bei richtiger Differencirung die einzelnen Chromatinkörnchen im ruhenden Kern ausserordentlich distinct zeigen.

Ehe dieses letzte Stadium der Anaphase des Theilungsprocesses aber erreicht ist, sind sie noch zu grösseren Verbänden mit einander verschmolzen.

Die beiden in Rückbildung begriffenen Tochterkerne stehen noch mit einander durch eine immer schmäler und dünner werdende streifige Zone in Verbindung, welche sich übereinstimmend mit den achromatischen Theilen des Dispirem- und Diasterstadiums der Zellkerne höherer Pflanzen nach SO_2-Behandlung mit der Formhämatoxylinlack-Methode ziemlich intensiv färben lassen. Körnige Bildungen fehlen aber dieser Zwischenzone vollkommen. Wie nachher bei *Merismopoedia* gezeigt werden wird, tritt dort der faserig-streifige Charakter dieser Verbindungszone, der bei *Anabaena* nicht leicht sichtbar ist, sowie das Fehlen körniger Bestandtheile in ihr noch viel schärfer und deutlicher hervor. Aber auch bei *Anabaena* kann man sich von dieser Verbindungszone an gelungenen Färbungen, wie die Photogramme beweisen, aufs sicherste überzeugen; es sei aber bei dieser Gelegenheit nochmals betont, dass solche richtig gefärbte Präparate durchaus nicht leicht herzustellen sind, dass vielmehr der Differencirungsprocess fortwährend durch Abspülen des Präparates in einer bereit stehenden Wasserschale unterbrochen und mikroskopisch controllirt werden muss.

In den Metaphasen des Theilungsprocesses treten zuweilen einzelne Chromosomen deutlicher aus der übrigen dicht geknäuelten Masse hervor. In Phot. 7 bei *a* ist z. B. eine theilende Zelle dargestellt, deren obere Hälfte ein schleifenartig hervorragendes Chromosom zeigt. Die Chromosomen sind bei *Anabaena* verhältnissmässig kurz und dick, es spricht dieser Umstand jedoch nicht gegen ihre Chromosomennatur, denn es finden sich kurzstäbchenförmige, ja sogar völlig kugelige häufig im Pflanzenreich, so z. B. ziemlich constant bei den Basidiomyceten, aber auch bei anderen Pflanzen kommen kurze und dicke Chromosomen vor.

In der Metaphase der Theilung befinden sich ferner die Zellen b. c. d. in Phot. 6; auch hier ist, obwohl die Einstellung der Zellen im Photogramm nicht so scharf mehr möglich war, deutlich die polare Auseinanderbewegung der Chromosomen sichtbar. Alle diese und noch mehrere andere in den mittleren Phasen des Theilungsprocesses befindliche Zellen der übrigen Photogramme von

Anabaena zeigen also übereinstimmend, dass der sog. „Centralkörper“, bevor die vollständige Tochterzellwand hergestellt ist, eine hantelähnliche Gestalt besitzt, wobei in den beiden Kugelstücken der Hantel die gesammte körnige, resp. chromatische Substanz sich befindet, während der Griff derselben durch eine körnchenfreie, mehr oder weniger homogene oft auch streifige Zwischenzone gebildet wird. Dass hier kein etwa durch die Fixirung oder durch Verquellung erzeugtes Kunstproduct vorliegt, wird durch die schon oben mitgetheilte Thatsache erwiesen, dass ganz ähnliche Figuren auch bei Lebendfärbung mit Methylviolett beobachtet wurden und dass auch hier die streifige Zwischenzone und die polare Anhäufung des Chromatins deutlich zu Tage trat. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass hier ein complicirter Theilungsprocess des Centralkörpers vorliegt und dass dieser Theilungsprocess in Verbindung zum Zelltheilungsvorgange steht. Eine Discussion kann sich vielmehr nur um die Frage drehen, ob es sich bei dem geschilderten Vorgange um die letzten Phasen einer mitotischen Theilung handle, oder ob die geschilderten hantelförmigen Figuren als Zustände einer fragmentativen Theilung des Centralkörpers aufzufassen seien.

Es könnte aber vielleicht doch der Einwand gemacht werden, dass die Theilung des Centralkörpers weder mit Mitose, noch mit fragmentativer Theilung etwas gemeinsam habe, dass seine Theilung überhaupt keine selbstständige und active sei, sondern dass er sich dabei völlig passiv verhalte und dass der Theilungsvorgang etwa durch eine blosse Durchschnürung oder besser durch ein Durchquetschen des gesammten Zellinhaltes, sowie des Centralkörpers durch die succedan ins Zelllumen hereinwachsende Scheidewand vermittelt werde. Diese Annahme wird aber durch die Thatsachen in keiner Weise unterstützt. Bei gewissen Oscillariaceen, bei denen die Anlage der zukünftigen Tochterzellwand als Diaphragma sehr frühzeitig erfolgt und überhaupt eine grössere Unabhängigkeit zwischen Wandbildung und Zelltheilung besteht, wäre noch am ehesten an eine solche Möglichkeit zu denken. Bei *Anabaena* und vielen anderen Nostocaceen, ja auch bei vielen, z. B. allen dünnfädigen Oscillariaceen finden sich aber derartige Verhältnisse nicht. Bei *Anabaena torulosa* lässt sich mit Sicherheit constatiren, dass das Hereinwachsen der Tochterwand ins Zelllumen entweder erst dann beginnt, wenn die Centralkörper sich schon vollständig in zwei polar auseinandergerückte Theilhälften geschieden haben, die nur noch durch die streifige Zone mit einander verbunden sind,

oder dass die diaphragmatische Wand noch weit von der Theilungsfigur entfernt ist, wenn sich die Hantelform bereits ausgebildet hat und damit die Scheidung der chromatischen Theile des Centralkörpers vollzogen ist. Wandbildung und Theilung des Centralkörpers stehen also bei den Phycochromaceen in demselben Verhältniss zu einander wie Kerntheilung und Wandbildung bei den Spirogyren, bei denen die ebenfalls succedan entstehende Wand die Kernspindel auch erst dann trifft, wenn die Tochterkerne bereits in den letzten Stadien der Rückbildung begriffen oder schon fertig gestellt sind.

Diese Thatsachen lassen sich also mit der Annahme einer passiven Durchquetschung nicht vereinbaren und es bliebe somit nur die Entscheidung zwischen den beiden oben angeführten Möglichkeiten, der Annahme einer mitotischen oder einer fragmentativen Theilung des Centralkörpers.

Gegen die letztere Interpretation dieses Vorganges sprechen eine Reihe gewichtiger Einwände. Bei allen bisher im Pflanzenreich bekannt gewordenen Fällen von fragmentativer Theilung besteht diese Art der Kernvermehrung nicht in einer Trennung des Kernes in zwei genau gleich grose Theilstücke. Diese erscheinen vielmehr, so besonders schön bei den Characeen-Internodien oder im *Tradescantia*-Parenchym, als ungleich grosse, ganz unregelmässig gestaltetete, oft buchtig oder lappig geformte Massen. An beliebigen scheinbar ganz zufälligen Punkten des Kernes findet eine Verschmälerung und schliesslich ein plastisches Ausziehen des Verbindungsstückes statt. Die chromatische Substanz ist dabei regellos in den ein- und durchgeschnürten Kernstücken vertheilt.

Anders bei den Theilungen, welche im Vorstehenden als Theilungszustände des Centralkörpers geschildert sind. Es sind ganz regelmässige, in den grösseren, theilenden Zellen gesetzmässig wiederkehrende Verlagerungen in den chromatischen Theilen zu beobachten; die Anhäufung der chromatischen Substanz ist eine polare und in den allermeisten Fällen auch eine der Masse nach völlig gleiche; die verbindenden Stränge sind körnerfrei und reissen nicht durch plastisches Ausgezogenwerden durch, sondern erfahren einen Rückbildungsprocess.

Ausserdem besteht zwischen mitotischer und fragmentativer Theilung des Kerns insofern ja ein tief greifender Unterschied, als für Pflanzen nach fragmentativer Theilung des Kernes eine darauffolgende Zelltheilung bisher unbekannt ist; bei allen untersuchten

Phycochromaceen bildet sich aber nach der vollendeten Theilung des Centralkörpers in unmittelbarem Anschluss die Scheidewand aus.

Alle angeführten Thatsachen sprechen also unzweideutig für eine Theilung des Centralkörpers durch einen Process, der sich in seinen einzelnen Phasen aufs engste an die mitotische Theilung des Kernes höherer Organismen anschliesst. —

Bei *Spirogyra* werden bekanntlich in Folge des centripetalen Wachsthums der ringförmigen Scheidewand die Verbindungsfäden der neu entstandenen Kerne dann allmählich nach dem Zellinnern zu gedrängt, convergiren erst, rücken dann aber auch an ihren Ansatzstellen auf den Tochterkernen zusammen und verschmelzen schliesslich mehr oder weniger vollständig zu einem Strang.

Dieselben Vorgänge beinahe Punkt für Punkt sind auch bei *Anabaena* zu beobachten. Die Verbindungsfäden liegen zunächst unter einander ziemlich genau parallel, sie stellen dann die geschilderte streifige Verbindungszone dar (Phot. 6*b*, Phot. 8). Je weiter aber die Entwickelung der diaphragmenartigen Scheidewand gegen die Achse der Theilungsfigur zu fortschreitet, desto mehr werden sie an diesem Punkt zusammengeschoben. Die Folge davon ist, dass in den letzten Phasen der Kerntheilung die Verbindungsfäden von jedem der beiden neuen Kerne nach dem noch offenen Porus hin convergiren und so manchmal X förmige Figuren bilden. Es scheint, als ob dabei auch auf die Chromosomen in einem dem Diaster vergleichbaren Stadium ein gewisser Zug durch diese Compression ausgeübt würde; wenigstens konnte ich Zellen beobachten, in denen die Chromosomen nicht gegen den Aequator der Theilungsfigur divergirten oder parallel der Spindelachse standen, wie es bei Zelltheilungen höherer Pflanzen mit simultaner Wandbildung der Fall ist, sondern eher ebenso wie die Verbindungsfäden, etwas nach dem Achsenmittelpunkt zu convergirten. Phot. 9 stellt einen mit Formhämatoxylin-Eisenlack tingirten und mit Pikrinsäure-Alhohol differenzirten Faden einer anderen *Anabaena*-Species dar[1]). Im oberen Theil des rechten Fadenstückes zeigen die zweite und dritte Zelle von oben, im linken Theil die dritte, vierte und zum Theil die folgenden die Convergenz der Verbindungsfäden. Die Phase, in welcher diese Convergenz der Verbindungsfäden eintritt, ist

1) Auch diese Differenzirungsmethode liefert manchmal sehr brauchbare Resultate und hat den Vortheil, dass bei ihr der Heterocysteninhalt rasch mit differenzirt wird.



selbstverständlich keine bestimmte, ebenso wie sie nicht immer aufzutreten braucht; sie wird ja nur durch das Hereinwachsen der Membran verursacht und da Membranbildung und Theilungsprocess bei den Phycochromaceen in der denkbar grössten Unabhängigkeit von einander verlaufen, so trifft die wachsende Querwand die Theilungsfigur das eine Mal, so lange der Kern sich auch in einem dem Diaster vergleichbaren Zustand befindet, das andere Mal, wenn er schon in weiterer Rückbildung begriffen ist.

Ich habe absichtlich bei der Besprechung der Kerntheilung in *Anabaena* die fortgeschrittenen Stadien des Theilungsprocesses vorangestellt, weil sie am unzweideutigsten die Identität mit den mitotischen Theilungen höherer Zellkerne darthun. Auch lassen sich von hier aus nun verhältnissmässig leicht die weiteren Umlagerungen, welche die Kernbestandtheile erfahren und welche dann zur Herstellung der beiden Tochterkerne führen, auffinden. Es bleiben nämlich nach Vollendung der Scheidewand die beiden Theilzellen noch mit einander im engeren Verband; da diese Wand ihnen zunächst gemeinsam ist, so besitzen die in den letzten Theilungsphasen stehenden Zellen auf dem optischen Längsschnitt noch nicht die Form zweier nebeneinander liegender, sich nur oben berührender Kreise, wie das bei den ruhenden Zellen resp. nach vollendeter Theilung der Fall ist, sondern sie sind an der Berührungsstelle noch gegenseitig stark abgeplattet, so dass der optische Längsschnitt etwa mit dem zweier aneinander gepresster Gummibälle verglichen werden könnte. Aus dem allmählichen Uebergang der zuletzt erwähnten Form in die mehr abgerundete der fertigen Zellen hat man also wenigstens einigermassen einen Anhaltspunkt, in welcher Reihenfolge die einzelnen Figuren, die die theilenden Kerne aufweisen, zeitlich aufeinander folgen.

Sehr instructiv sind in dieser Beziehung drei neben einander liegende Zellen in Phot. 12, welche als drei Haupttypen für die Rückbildung der Tochterkerne und die Ausbildung der beiden neuen Zellen gelten können. In Zelle *a* befinden sich die Kerne im Diasterstadium, die Zelle selbst ist nur gestreckt, nicht eingekerbt, die Tochterzellen treten deshalb noch nicht hervor. Die Chromosomen sind besonders in der unteren Theilhälfte gut sichtbar und isolirt, ebenso sind die Verbindungsfäden zu erkennen. Die daneben liegende Zelle *b* zeigt schon ganz deutlich die ringförmige Einkerbung der Zellwand, die Kerne zeigen schon den Uebergang zum gerüstförmigen Bau des ruhenden Kerns. In der

dritten Zelle *c* endlich ist nur noch die Berührungsstelle der jetzt fertig gestellten Tochterzellen abgeplattet, die Zellen sind im übrigen rund, der Kern weist den gleichmässig gerüstförmigen und lockeren Bau auf, wie er für den ruhenden Kern geschildert wurde. Im gleichen Photogramm zeigt auch das Zellenpaar *d* die Abplattung der beiden eben aus der Theilung hervorgegangenen Zellen, in der unteren hat der Kern schon die gerüstförmige Gestalt des ruhenden Kernes angenommen, in der oberen ist die chromatische Substanz noch dichter, nicht so weit aufgelockert und stellt ein ziemlich scharf begrenztes rundes knäueliges Gebilde dar. Es ist möglich, dass hier ein dem Tochterknäuel vergleichbares Stadium vorliegt, da die chromatische Substanz noch fädig, nicht körnig ist; ich möchte jedoch erwähnen, dass ich eine Knäuelform, bei der die chromatische Substanz einen einzigen verfolgbaren Faden wie bei den höheren Pflanzen bildet, nicht habe auffinden können. Im übrigen ist es auch bei den Zellkernen höherer Pflanzen manchmal recht schwer, sich bei dichter Verknäuelung oder kleinen Kernen vom Vorhandensein eines ununterbrochenen Knäuelfadens zu überzeugen.

Ebenso wie bei *d* findet man auch in Phot. 12 *e* ein Zellenpaar, das durch den Bau der mehr oder weniger gerüstförmigen Kerne, durch die weitgehende Einkerbung und die geringe Abplattung auf einen eben vollendeten Theilungsprocess schliessen lässt.

Auch in den übrigen Photogrammen findet man leicht Zellenpaare, die durch ihre Zusammenlagerung die Zugehörigkeit zu einander erkennen lassen. Solche abgeplatteten, aus gemeinsamer Theilung eben hervorgegangenen Zellenpaare zeigt neben Phot. 8 Phot. 6 bei *e, f, g, h* in verschieden weiter Entwickelung. Bei Phot. 7 *b* ist der knäuelig fädige Charakter der Chromosomen noch deutlich erkennbar; zumeist aber erfolgt, wie bei Phot. 6 *f, g, h*, eine so dichte Verknäuelung, dass von den einzelnen Chromosomen nichts mehr mit Sicherheit erkannt werden kann.

In Zellen, die sich abgerundet haben, so dass sie deutlich als gesonderte Zellen hervortreten, findet dann eine rasche Auflockerung der chromatischen Substanz statt. Besonders nach Methode I hergestellte Präparate zeigen dann den schon geschilderten Bau des ruhenden Kernes, während bei der Formhämatoxylin-Eisenlack-Methode die verschieden grossen Chromatinkörner sich nicht so distinct von dem schwächer färbbaren Gerüst, dem sie eingebettet sind, abheben.

Was nun die Rückbildung der chromatischen Verbindungsfäden betrifft, so verschmelzen sie mehr oder weniger frühzeitig, wie erwähnt, zu einem die beiden Kerne verbindenden Strang. Das Verhalten desselben im weiteren Verlaufe des Theilungsprocesses ist nicht in allen Zellen gleich gut zu beobachten. Zumeist ist er schon vor der Auflockerung der dicht knäueligen Stadien und dem Uebergang zum gerüstförmigen Kern verschwunden und die Scheidewand trennt scheinbar die entstandenen Zellen vollständig von einander; andererseits zeigen manche Zellen, dass sich die streifige Verbindungszone auch nach Fertigstellung der Wand verhältnissmässig lange als different färbbare Partie erhalten hatte. In allen Fällen aber bleibt nach Vollendung der Theilung an der Stelle der Wand, an welcher die Verbindungsfäden gelegen hatten, ein die Wand durchsetzender Porus zurück, von dessen Vorhandensein man sich leicht durch gleichzeitige Anwendung stark färbender und starke Quellung verursachender Agentien überzeugen kann, und der manchmal auch bei der Eisenlackmethode nach ungenügender Differenzirung noch gefärbt bleibt. Das constante Vorkommen eines Porenkanals an dieser Stelle ist wiederum ein Beispiel für die Beziehungen, welche zwischen der Entstehung der Plasmaverbindungen und den Spindelfasern zu bestehen scheinen. Auch bei der Bildung der „Zellbrücken“ thierischer Zellen haben neuere Untersuchungen festgestellt, dass sich die Plasmadurchgänge an denjenigen Stellen der jugendlichen Membran ausbilden, welche zuvor von den Spindelfasern durchsetzt waren [1]).

Wie schon oben erwähnt, ist bei *Anabaena*, die in kräftigem Wachsthum begriffen in kürzester Zeit ganze Wasserflächen überzieht, der als ruhendes Stadium beschriebene gerüstförmige Bau des Kernes mit granulärer Einlagerung verhältnissmässig selten. Zumeist kann man constatiren, dass gleich nach vollendeter Abrundung der Zelle der Kern schon wiederum die ersten Schritte eines neuen Theilungsprocesses vollzieht; vielleicht erklärt diese Thatsache der ausserordentlich raschen Aufeinanderfolge der Kern- und Zelltheilungen auch, warum der Kern der Phycochromaceen sich nicht wie die Kerne höherer Pflanzen und Thiere nach dem Eintritt in das Ruhe-

---

1) Dass in der That zwischen der Lage der Kernspindel und der Ausbildung von Tüpfel- resp. Plasmaverbindungen intimere Beziehungen bestehen müssen, zeigen eine Reihe interessanter Fälle von nachträglicher Tüpfelbildung zwischen zwei fertigen Zellen bei den Florideen.

stadium mit einer festen und besonders beschaffenen Membran abgrenzt[1]).

Die ersten Anzeichen einer beginnenden Theilung schliessen sich also in den meisten Fällen unmittelbar an die letzten Phasen einer vorausgegangenen Theilung an. Die Prophasen bestehen zunächst in einem Verschmelzen der Chromatinkörnchen und in einem Dichterwerden des ganzen Kernes, wobei der gerüstförmige Bau des Kernes verschwindet. In diesem Stadium hält die Substanz des Kernes den Eisenlack ausserordentlich fest.

Solche Zustände beginnender Veränderungen am Kern findet man in Phot. 10 bei *a* und *b* und in Phot. 11 *d* und *e*. Einen zusammenhängenden Knäuelfaden habe ich nicht beobachten können, dagegen glaube ich, da in weiteren Stadien einzelne scharf begrenzte Chromosomen zu beobachten sind, dass wohl auf einen zusammenhängenden Knäuelfaden geschlossen werden kann. Die vollendete Segmentirung, wobei die Segmente anfangs ziemlich regellos liegen, sieht man auch in Phot. 7 *c*. Sodann findet man häufig Zellen, die völlig abgerundete oder schon gestreckte Form besitzen und deren Kern in einzelne Segmente zerlegt ist; die Segmente zeigen eine hakenförmige Umbiegung und legen sich in eigenthümlicher Weise derart zusammen, dass die offenen Seiten der U- resp. J-Schleifen alle nach einer Seite der Zelle sehen, während die gebogenen Theile nach der anderen Seite zusammenliegen, so dass die Chromosomen nahezu senkrecht zur Fadenachse orientirt sind. Es ist dies z. B. in Phot. 10 *d*, auch in Phot. 7 bei *d* und in 11 *a* zu sehen[2]).

Die Orientirung der Chromosomen zu einer in der Aequatorialebene der Theilungsfigur liegenden Kernplatte konnte ich leider nicht mit Bestimmtheit nachweisen. Ebenso kann natürlich zunächst auch noch nicht daran gedacht werden, die Längsspaltung der

1) Uebrigens ist die Frage, ob die membranöse Umgrenzung des Kerns ein vom Kern gebildetes und diesem zugehöriges Organ darstellt oder ob dieselbe vielmehr ein Gebilde des Plasmas ist, noch keineswegs entschieden. In letzterem Falle würde sich dann natürlich nicht der Kern, sondern das Protoplasma der Cyanophyceen von dem höherer Pflanzen unterscheiden.

2) Bei höheren Pflanzen ist dies Stadium stets sehr schön zu beobachten, so z. B. bei den Kerntheilungen im Embryosack von *Fritillaria*. Die Kerne verlieren dann eben ihre Membran und liegen als nierenförmige Gebilde in einer dichten Kapsel von verfilzten Plasmafäden. Die umgebogenen kürzeren Theile liegen im Hylus der Niere zusammen, die längeren Enden divergiren nach der gegenüberliegenden Seite.

Chromosomen festzustellen. Auch bei höheren Pflanzen ist ja diese Längsspaltung nicht an jedem beliebigen Material mit Sicherheit darzustellen und so kann man nicht erwarten, bei den Schizophyten, die der Färbetechnik doch ganz andere Schwierigkeiten entgegensetzen, derartige Fragen überhaupt in absehbarer Zeit in Angriff nehmen zu dürfen. Obwohl ja gerade hinter der Längsspaltung der Segmente sicher die eigentliche Physiologie des Kerntheilungsvorganges steckt und ihr Nachweis bei den Phycochromaceen von diesem Gesichtspunkt aus der eigentliche Schlussstein in der Kette der Beweise für die Kernnatur des Centralkörpers sein müsste, so habe ich doch davon Abstand genommen, Bilder, die mir einen solchen Vorgang nahe legten, in dieser Weise zu deuten, weil die Gefahr zu gross ist, bei der aussergewöhnlichen Schwierigkeit der Untersuchung mehr in das Präparat hinein zu deuten, als den factischen Verhältnissen entspricht. Dass aber eine Spaltung der Chromosomen wohl anzunehmen ist, das zeigte die Thatsache, dass solche Kerne, welche sich unzweifelhaft im ersten Abschnitt der Metaphasen befinden, oft eine relativ grosse Anzahl freier Chromosomenenden, die ins periphere Protoplasma hineinragen, erkennen lassen. Ich möchte in dieser Beziehung ganz besonders auf Phot. 10 Zelle *e* aufmerksam machen, in der die Enden der schleifen- oder hakenartig gekrümmten Chromosomen sehr deutlich sichtbar sind. Ebenso dürften wohl die Zellen *e*, *f*, *g* in Phot. 7 aufeinanderfolgende Stadien des polaren Auseinanderweichens der Chromosomen darstellen, die auch in Phot. 11 *a*, *c*, *b* verhältnissmässig deutlich zum Ausdruck kommen.

Der Längsdurchmesser der Zellen, deren Kerne in den ersten Abschnitten der Metaphasen sich befinden, beträgt ungefähr das $1^1/_4$- bis $1^1/_2$fache des Querdurchmessers. In den darauf folgenden Stadien (z. B. Phot. 11 *f* und *g*) tritt nach polarer Auseinanderbewegung der Chromosomen die chromatische Figur in Form der schon eingangs geschilderten Verbindungsfäden auf. Da der Längsdurchmesser der Zellen aber noch nicht erheblich zugenommen hat, so ist die Folge davon, dass die beiden sich formirenden Diaster zunächst einander noch sehr genähert sind und erst nach Maassgabe des weiteren Wachsthums der Zelle auseinanderrücken. Es ist hiermit, wie aus dem Vergleich der Zellen *h* und *a* in Phot. 7 sowie aus 11 *f* und *g* und verschiedenen Zellen von Phot. 8 und 9 hervorgeht, ein Strecken der Spindelfasern verbunden. Noch deutlicher als dies bei *Anabaena* der Fall ist, lässt sich das Hand in

Hand gehen von Zellstreckung und Streckung der Verbindungsfasern bei *Merismopoedia* demonstriren[1]).

Damit ist dasjenige Stadium des Theilungsprocesses, von dessen Betrachtung ich bei der Schilderung des Theilungsverlaufes ausgegangen war, wieder erreicht.

Alle im Vorstehenden geschilderten Veränderungen, denen die als Chromatin bezeichnete Substanz bei der Theilung der Zellen unterliegt, spielten sich innerhalb des centralen Theiles der Zellen ab. Eine Loslösung einzelner Chromatinkörnchen, ein Hinaustreten ins periphere Plasma oder irgend welche Beziehung zu der Entstehung der Eiweisskrystalle wurde in keinem Falle beobachtet. Es ergab sich vielmehr, dass alle Chromatinsubstanz ausschliesslich auf das früher als „Centralkörper" bezeichnete Gebilde, den Zellkern der Phycochromaceen, beschränkt ist und dass, wenn auch der Kern der Phycochromaceen keine besondere färbbare Membran besitzt, doch stets eine strenge räumliche Scheidung der Kernsubstanzen und der Theile der peripheren Rindenschicht innegehalten wird.

Die von mir als Chromatinkörnchen bezeichneten körnigen Gebilde finden sich also niemals im peripheren Plasma.

Ich muss deshalb die Ansicht von Zuckal, wonach Eiweisskrystalle und Schleimvacuolen direct oder indirect aus dem Centralkörper hervorgehen sollten, für völlig irrig und verkehrt halten und ebensowenig kann ich den Anschauungen von Hieronymus beistimmen, welcher in ähnlicher Weise für seine Cyanophycinkörner eine Entstehung durch Auflockerung der äussersten Lagen des knäuelig fädigen Centralkörpers beobachtet haben will.

Die schlagendsten Beweise gegen diese Annahme liefern Doppelfärbungen der Kernelemente und der Eiweisskrystalle, auf die ich hier noch mit einigen Worten eingehen möchte.

Solche Doppelfärbungen lassen sich an Material, das mit schwefliger Säure fixirt ist, entweder durch Vorfärbung mit Essigcarmin und darauf folgende Tinction nach Methode I oder durch nachträgliche Färbung mit Eosin erzielen.

Die besten Doppelfärbungen habe ich aber erreicht an Material, das mit 2 % $HgCl_2$ fixirt und mit Essigcarmin vorgefärbt war und sodann mit Löffler'schem Methylenblau 10 Minuten be-

---

1) Auch bei den Kerntheilungen im Embryosack von *Fritillaria* findet zwischen Diaster und Dispirem eine Streckung der Theilungsfigur statt.

handelt, kurz in verdünntem wässrigen Vesuvin abgespült, rasch durch absol. Alkohol und durch Nelkenöl differenzirt und durch Toluol in Dammarlack übertragen wurde. In solchen Präparaten war die Doppelfärbung eine ausserordentlich scharfe, die Eiweisskrystalle leuchtend roth, die Chromatinkörnchen und die Grundmasse des Kerns blau resp. hellblau.

Kern und Kerntheilung anderer Nostocaceen.

Ein annähernd gleich günstiges Object für die Untersuchung des Kerntheilungsverlaufes fand ich in einer andern Nostocacee — vermuthlich ebenfalls einer *Anabaena*-Species — die ungefähr $^1/_3$—$^1/_2$ so gross ist wie *Anabaena torulosa;* sie kam mit dieser zusammen vor, ich habe sie jedoch nicht näher bestimmen können. Phot. 13 zeigt die Form und Grössenverhältnisse beider nach einem mit SO_2 fixirten und nach Methode II behandelten Präparat. Unten rechts sieht man *Anabaena torulosa* mit Kerntheilungen. In der Mitte des Photogramms sind die ausserordentlich zierlichen, nach der Spitze zu sich verjüngenden Fäden der angeführten Nostocacee scharf eingestellt. In jeder Zelle befindet sich ein Kern, der vielfach in Theilung begriffen ist. Der Theilungsvorgang verläuft vollkommen gleich wie bei *Anabaena torulosa.*

Schöne Beispiele für die polare Auseinanderbewegung der Chromosomen zeigen die Zellen bei *a, b, c, d* und andere mehr. Bei allen diesen sich theilenden Zellen erkennt man die gesetzmässige, für *Anabaena torulosa* ausführlich beschriebene Umlagerung der Kernbestandtheile, welche bei dieser Species in ganz der gleichen Weise nur in verkleinerten Maassen vor sich geht.

Kern und Kerntheilung von *Merismopoedia elegans.*

Eines der besten Beispiele für die Kerntheilungen der Phycochromaceen ist neben *Anabaena Merismopoedia elegans.* Wenn auch die Chromosomen nicht so gross und die ruhenden oder dem ruhenden Stadium entgegengehenden Kerne überhaupt etwas kleiner sind als bei *Anabaena,* so besitzt doch gerade *Merismopoedia* gewisse Vorzüge, welche für den Beweis der Kernnatur und des indirecten Theilungsmodus der Centralkörper sowie für das Verständniss seiner Form und Theilungsweise bei den dickfädigen Oscillariaceen von nicht zu unterschätzendem Werthe sind.

Der erste dieser Hauptvorzüge besteht in dem ausserordentlich regelmässigen Bau der Zellfamilien. Im jugendlichen Stadium stellt *Merismopoedia* überaus zierliche, regelmässig quadratische Täfelchen dar. Dieselben entstehen dadurch, dass die Zelltheilung ganz gesetzmässig abwechselnd in zwei aufeinander senkrechten Richtungen erfolgt und die so entstandenen Zellen von der Gallerthülle der Mutterzelle umschlossen bleiben. Es kommt so ein einschichtiger flächenförmiger Thallus zu Stande, wie ihn z. B. Phot. 14 zeigt. Die regelmässig viereckige Form des Thallus lässt sich aber aus der Abwechselung der beiden Theilungsrichtungen allein noch nicht erklären, sondern es muss — dies lässt sich schon vom rein theoretischen Standpunkt aus folgern — die Theilung der einzelnen Zellen nicht nur eine gleichsinnige, sondern auch eine gleichzeitige sein. Denn nur dann, wenn alle Zellen nahezu gleichzeitig in den Theilungsprocess eintreten, kann der regelmässig rechteckige Charakter der Kolonie gewahrt bleiben. Dies ist in der That bei jugendlichen Zellfamilien der Fall. Phot. 14 zeigt eine 16zellige Familie, also nach der vierten Theilung. Sämmtliche Zellen schicken sich eben an in horizontaler Richtung den fünften Theilungsschritt vorzunehmen[1]). Da das Präparat mit Chromameisensäure fixirt war, ist die dabei vor sich gehende Kerntheilung nicht scharf und isolirt gefärbt, aber es lässt sich doch so viel erkennen, dass in den meisten Zellen die Tochterkerne schon in der Rückbildung begriffen sind. Die Gleichzeitigkeit des Theilungsvorganges ist natürlich keine absolute, sondern es hat in einer solchen Kolonie immer Zellen, welche im Theilungsvorgang etwas voraus oder zurückgeblieben sind. Das letztere ist im Phot. 14 bei den beiden Zellen oben links der Fall, was auch an der Einkerbung der Zelle sichtbar ist. Aber gerade darin besteht ein Hauptvorzug dieses Objectes für die Untersuchung des Kerntheilungsvorganges, dass man stets Stadien von nur geringer Phasendifferenz miteinander vereinigt hat.

Im Alter werden die Zellfamilien, sei es durch innere oder

1) Die erste Theilungsrichtung lag horizontal und lieferte eine obere und untere Zelle; die zweite senkrecht zur ersten theilte die obere und untere je in eine rechte und linke Zelle, so dass vier Zellen entstanden. Die dritte Theilungsrichtung wiederum senkrecht zur zweiten und parallel zur ersten lieferte 4 obere und 4 untere Zellen, während die vierte Theilung senkrecht zur dritten und wiederum parallel zur zweiten erfolgend jede der vier oberen und unteren. in eine rechte und linke Zelle zerlegte, so dass oben 8 und unten 8 Zellen entstanden.

äussere Störungen des Theilungsprocesses oder durch Nachgeben der einhüllenden Gallerte zumeist an irgend einer Stelle unregelmässig.

Die Zellfamilien stellen dann gebuchtete, häutige Kolonien dar, in denen die einzelnen Zellen nicht mehr so scharf in Reih und Glied ausgerichtet sind, sondern sich nach Maassgabe des gerade vorhandenen Raumes orientiren. Die einzelnen Zellen verhalten sich dann auch mit Bezug auf den Theilungsprocess von einander unabhängiger, obwohl auch hier noch häufig ein reihenweises Fortschreiten des Theilungsprocesses beobachtet werden kann.

Solche von vielen hundert Zellen gebildete Täfelchen von *Merismopoedia* vereinigen nahezu in jedem Gesichtsfeld verschiedene Stadien des Theilungsverlaufes und sind deshalb sehr brauchbare Objecte zur Demonstration desselben. Phot. 15 zeigt eine solche Tafel von *Merismopoedia*, welche die sämmtlichen Stadien der Kern- und Zelltheilung zeigt.

Ein weiterer Vorzug von *Merismopoedia* liegt darin, dass das Stadium des Zellbaues nicht durch das Vorkommen von Eiweisskrystallen complicirt wird. Ich habe Eiweisskrystalle nur bei ganz wenigen im Spätherbst gesammelten Täfelchen angetroffen; wo sie vorkommen, liegen sie wie bei *Anabaena* immer peripher zumeist ganz aussen an der Zellwand; in den in lebhafter und gleichzeitiger Theilung begriffenen fehlten sie dagegen stets. Schleimvacuolen kommen etwas häufiger vor, aber ebenfalls vorzugsweise nur bei dem im Spätherbst gesammelten Material; auch sie fehlten, wie die Photogramme zeigen, den theilenden Zellen.

Der Bau des ruhenden Kernes entspricht im wesentlichen den für *Anabaena torulosa* geschilderten Verhältnissen. Einem wenig färbbaren Gerüst sind kleine stark färbbare cyanophile Chromatinkörnchen eingelagert. Der einzige Unterschied besteht — abgesehen von der Form des Kernes — eigentlich nur darin, dass sie dichter zusammenliegen, wie denn auch der Kern bei *Merismopoedia* im Verhältniss zum Protoplasten überhaupt kleiner und dichter ist, als dies bei *Anabaena* der Fall ist.

In der Aufsicht auf die tafelförmige Kolonie zeigt er annähernd runde Gestalt und hebt sich, wie Phot. 14 und 15 zeigen, auch in den Theilungsstadien der Zellen bei gelungener Tinction sehr scharf gegen das umgebende Plasma ab. Seine Lage ist stets eine centrale, ob die Zelle kreisrund oder in der Ebene des

Täfelchens gestreckt ist. Ebenso liegen die Theilungsstadien des Kernes stets in der Mitte.

Für die Beobachtung der ersten Veränderungen am Kern eignet sich *Merismopoedia* verhältnissmässig weniger als *Anabaena*, weil die dichte Lagerung der Chromatinkörnchen und Verhältnisse, auf welche ich unten noch ausführlicher zu sprechen komme, die Beobachtung der Chromosomenentstehung sehr erschweren. Es ist deshalb nicht möglich, diejenigen Veränderungen, welche bei den Kernen höherer Pflanzen im Spirem und Asterstadium vor sich gehen, hier deutlich und scharf von einander geschieden zu beobachten. Es lässt sich jedoch feststellen, dass die dicht geknäuelte chromatische Substanz sich schon sehr frühzeitig etwas in Richtung der Achse der späteren Theilungsfigur streckt (Phot. 16, Zellen bei *a*). Die Zelle ist dabei ebenfalls etwas aber nur wenig in derselben Richtung gestreckt. Unmittelbar darauf, während die Zelle also nur wenig vom kreisförmigen Querschnitt abgewichen ist, lässt sich auch schon das polare Auseinanderweichen der chromatischen Substanz und die Anlage der Verbindungsfäden constatiren. Auf Phot. 16 bei *b* sind solche Stadien zu sehen. Die Chromosomen ragen nur an manchen Stellen als ganz kurze Gebilde aus den Figuren hervor. In diesem Abschnitt der Kerntheilung setzt eine erhebliche Streckung der Zelle in der Ebene des Täfelchens ein, welche sie rasch auf den doppelten Durchmesser bringt. Richtung der Streckung und Achse der Kerntheilungsfigur fallen zusammen, so dass die Orientirung der Theilungsfigur des Kerns eine in der Zelle stets gleiche und ganz bestimmte ist.

Dabei findet auch gleichzeitig eine Streckung der ganzen Kerntheilungsfigur statt (Phot. 15, Zellen bei *a*; Phot. 16, Zellen bei *c*), so dass die feinen, zunächst noch untereinander parallel laufenden achromatischen Fasern, wie dies in Phot. 15 bei *b* verschiedentlich der Fall ist, deutlich einzeln sichtbar werden.

In der Regel ist bis zu diesem Stadium von der Anlage einer Querwand nichts zu sehen; erst jetzt werden zugleich mit einer leichten Einkerbung der Zelle im Aequator rechts und links auf der inneren Wandfläche kleine Leisten sichtbar, welche aber zunächst noch weit von der Theilungsfigur zu beiden Seiten entfernt sind. Erst nach vollständiger Fertigstellung der beiden Tochterkernanlagen, die schon in die beiden Centren der oben entstehenden Tochterzellen eingerückt sind und nur durch die achromatische Figur miteinander in Verbindung stehen, findet eine Berührung der

wachsenden Scheidewand mit den Verbindungsfasern statt (Phot. 15 bei *c*). Es beweist dies also wiederum, wie bei *Anabaena*, dass von irgend welcher activen Rolle der hereinwachsenden Wand beim Theilungsprocess des Kernes nicht die Rede sein kann.

Im weiteren Verlaufe gleichen die Anaphasen des Theilungsprocesses völlig den für *Anabaena torulosa* geschilderten. Die parallelen Fäden der achromatischen Figur verschmelzen allmählich zu einem zwischen den beiden Tochterkernen ausgespannten feinen Strang, die Querwand wird immer deutlicher und schliesst, centripetal hereinwachsend, die beiden Zellen allmählich von einander völlig ab. Durch die Mitte der Scheidewand geht zunächst noch der aus der Verschmelzung der Fasern hervorgegangene Verbindungsstrang durch. Trifft die wachsende Scheidewand die Fasern, so lange sie noch parallel verlaufen, also auf den einander zugekehrten Kernseiten ansitzen, so erfolgt auch hier wie bei *Anabaena* eine Convergenz beiderseits nach der Mitte des Diaphragmas, wie es Phot. 15 *d* sehr schön zeigt. Hierauf erfolgt auch dann das Verschmelzen der Fäden, die, wie in Phot. 15 *e* zu sehen ist, die beiden Kerne der nun schon mehr abgerundeten Zellen noch eine Zeit lang verbinden, bis mit der weiteren Abrundung und Entwickelung der beiden Tochterzellen der Verbindungsstrang dann verschwindet und die beiden Zellen nur noch durch den Zusammenhang und die Abplattung an den Berührungsstellen auf die eben vollendete Theilung schliessen lassen (Phot. 15 *f*). Die Zellen runden sich dann mehr und mehr gegeneinander ab, gehen aus der Bisquitform in die einer 8 über und trennen sich schliesslich durch Gallertbildung vollständig von einander (Phot. 15 *g* u. g^1). Während in den letzten Phasen der Zelltheilung der Kern eine so dichte und intensiv gefärbte Masse darstellte, dass einzelne Chromosomen nicht hervortraten, lockert sich dann der Kern mit der Vollendung der Zelltheilung wieder mehr und mehr auf und lässt auch die einzelnen Chromatinkörnchen erkennen. In lebhaft theilenden Kolonien findet man aber dann schon die ersten Anzeichen der beginnenden neuen genau senkrecht zur vorherigen stehenden Theilung, indem Zelle und Kern sich in der neuen Theilungsachse etwas zu strecken anfangen und der Kern die anfangs besprochenen Veränderungen erfährt. Damit ist der Kreis des Theilungsvorganges geschlossen.

Ich habe im Vorstehenden das Verhalten des Zellkernes von *Merismopoedia* geschildert, wie er sich bei der Aufsicht auf die

inselförmigen Kolonien, also in einem optischen Querschnitt der einschichtigen Tafel beobachten lässt. So einfach aber, wie sich hier die Kerntheilungs- und Zellbauverhältnisse repräsentiren, sind sie in Wirklichkeit nicht, und ich muss zunächst einmal zur Klarlegung der thatsächlichen Verhältnisse auf die Gestalt der einzelnen Zelle einer *Merismopoedia*-Kolonie noch etwas näher eingehen.

In den sämmtlichen Werken über Systematik der Phycochromaceen findet sich angegeben, dass die Zellen von *Merismopoedia* kugelige oder in der Ebene des Täfelchens etwas gestreckte ovale Gestalt besitze. Auch ich hatte zunächst geglaubt, dass es sich bei *Merismopoedia* um annähernd isodiametrische oder doch nur in der Tafelebene gestreckte Zellen handle, dass also bei theilenden Zellen der grösste Durchmesser in Richtung der Theilungsachse liege, bis mich einige Beobachtungen erkennen liessen, dass dies keineswegs der Fall ist und dass weder die von Nägeli[1]) noch von anderen Autoren gemachten Angaben über die Form der Zellen von *Merismopoedia* richtig sind.

Zunächst waren mir verschiedentlich Zellen aufgefallen, deren Form von der gewöhnlichen abweichend oval gestreckt war, wobei aber der sehr scharf tingirte Zellkern nicht die für die theilenden Zellen charakteristische hantelförmige Gestalt besass, ebensowenig war eine Spindelfigur ausgebildet, oder im Aequator solcher Zellen eine Einkerbung zu erkennen. In Phot. 15 *h* liegen am Rand der Kolonie zwei solcher Zellen dicht neben einander. Ihr Kern ist in der Längsachse der Zellen gestreckt und zeigt den gerüstförmigen Bau, wie er ruhenden Phycochromaceenzellen eigen ist. Ihre Grösse sowie der Bau ihres Kernes brachte mich zuerst auf die Vermuthung, dass es sich bei diesen Zellen vielleicht um Dauerzellen der *Merismopoedia*-Familien handeln könnte und veranlasste mich, eine grosse Anzahl von *Merismopoedia*-Kolonien nach dem Vorkommen dieser eigenthümlichen Zellen sorgfältig zu untersuchen.

Es stellte sich dabei heraus, dass dieselben besonders am Rande von Kolonien oder an solchen Stellen zu finden waren, bei denen durch äussere Einflüsse Störungen im regelmässigen Ausbau der Kolonie hervorgerufen waren.

Bei dieser Gelegenheit machte ich durch den Gebrauch der Mikrometerschraube die eigenthümliche Beobachtung, dass die Zellen von *Merismopoedia* überhaupt nicht kugelig gebaut sind, wie

---

1) Nägeli, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849, p. 55.

die Angaben in der Literatur lauten, sondern dass der grösste Durchmesser der Zellen offenbar senkrecht zur Fläche der tafelförmigen Kolonie orientirt ist, so dass die Zellen also Cylinder von kreisförmigem oder, bei theilenden Zellen, von ovalem beziehungsweise ∞-Querschnitt darstellen, deren Endflächen abgerundet sind und die alle parallel zusammen auf die hohe Kante gestellt die tafelförmige Kolonie erzeugen; sie verhalten sich also mit Bezug auf die Orientirung ihrer längsten Achse in der Fläche des Täfelchens wie die Pallisadenzellen im Mesophyll der Blattspreiten.

Von der Richtigkeit dieser Beobachtung konnte ich mich dann leicht an solchen Kolonien überzeugen, die ich künstlich zum Umklappen brachte.

Es fand nun mit einem Male die abweichende und eigenthümliche Form der angeführten, zuerst als Sporen gedeuteten Zellen ihre Erklärung. Es waren lediglich Zellen, die durch irgend welche äusseren Verhältnisse aus ihrer normalen Orientirung herausgebracht waren.

Bei der im Vorstehenden geschilderten Betrachtung des Zell- und Kerntheilungsverlaufes war ich von der Schilderung desselben, wie er in der Ebene des Täfelchens verläuft, ausgegangen; nachdem aber festgestellt war, dass weder die Zelle, noch der Kern isodiametrische Gestalt besitzen, so war es nöthig, den Kerntheilungsprocess auch in einem senkrecht zur Fläche des Täfelchens gelegten Schnitt zu untersuchen. Mikrotomschnitte lieferten wohl hin und wieder brauchbare Bilder einzelner weniger Zellen, führten aber nicht zum gewünschten Ziel, da es doch mehr oder weniger zufällig war, wenn ein Zellenpaar in der geeigneten Weise getroffen wurde; dagegen habe ich verschiedentlich Kolonien gefunden, bei denen theils durch äussere Verhältnisse, theils durch Absterben einzelner Zellen erhebliche Unregelmässigkeiten in den Theilungsebenen und in den Lagerungsverhältnissen der Zellen innerhalb der Gallerte verursacht worden waren. Eine solche Kolonie stellt Phot. 17 dar. Man sieht hier eine ganze Reihe von Zellen, bei denen der sonst senkrecht zur Ebene des Täfelchens gestellte längste Durchmesser der Zellen durch — ich möchte sagen — Umfallen derselben in die Fläche des Täfelchens verlegt ist. In Phot. 17 sieht man bei *a* und *b*, ferner bei *c*, *d* und *e* verschiedene solcher Zellen resp. Zellpaare, von denen auch einzelne in Theilung begriffen sind, während andererseits ein Theil der Kolonie die voll-

kommen normale Stellung zeigt; z. B. bei *f* sind in Phot. 17 verschiedene Zellen in Theilung begriffen zu sehen, bei denen der Kern sowohl, was die polare Lagerung der chromatischen Elemente, als auch die Ausbildung von Verbindungsfäden anlangt, den früher geschilderten Verhältnissen vollkommen entspricht. Dagegen zeigen diejenigen Zellen, deren Längsachse in der Ebene des Täfelchens lag, zunächst, dass der Kern stets ein längliches Gebilde und nie kugelig war.

Bei der Theilung fand die schon oben beschriebene Längsstreckung der Zellen statt, so dass aus dem Cylinder von kreisförmigem Querschnitt ein solcher von ovalem entstand. Dabei war zu beobachten, dass sich die chromatische Substanz ziemlich dicht geknäuelt in derselben Richtung auseinander bewegte, gleichzeitig wurden zwischen den nun auseinander tretenden Chromosomen ausserordentlich feine Verbindungsfäden sichtbar. Im weiteren Theilungsverlaufe tritt eine Einkerbung der Zellwand oben und unten an der cylinderförmigen Zelle ein und es bildet sich hier die die Zelle später theilende Wand, welche also die Zelle der Länge nach durchtheilt, so dass zwei 00förmig aneinander gelagerte halbirte Cylinder entstehen, von denen jeder einen Zellkern resp. eine Tochterkernanlage enthält. Phot. 17 zeigt solche Theilungsstadien, bei denen die stäbchenförmigen Tochterkerne parallel gelagert und miteinander durch eine streifige Verbindungszone verbunden sind. Durch die allmählich von beiden Seiten herein wachsende Zellmembran werden diese Verbindungsfasern immer mehr nach dem Mittelpunkt zu gedrängt. In Phot. 17 *a—e* ist dies besonders schön zu sehen.

Die geschilderten Verhältnisse geben auch eine Erklärung dafür, weshalb es nicht möglich ist, bei der Betrachtung in Aufsicht auf die Kolonien die ersten Umlagerungen der chromatischen Substanz des Kernes zu verfolgen, denn der Kern ist ja nicht rundlich, sondern ein stäbchenförmig senkrecht zur Tafel gestrecktes Gebilde. Die ersten Veränderungen seiner chromatischen Substanz können selbstverständlich nicht in seinem optischen Querschnitt, sondern nur in dem optischen Längsschnitt, in dem sie sich ja auch abspielen, beobachtet werden. Im Uebrigen schliessen sich die auf dem optischen Längsschnitt zu Tage tretenden Verhältnisse eng an den bei der Aufsicht auf die Täfelchen zu verfolgenden Vorgang der Kerntheilung an, wonach als charakteristisch für den Kerntheilungsverlauf von *Merismopoedia* die ausserordentlich deut-

liche Ausgliederung einer besonderen achromatischen Figur bei der polaren Auseinanderbewegung der Chromosomen bezeichnet werden muss.

F. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

Die Zellen der Spaltalgen sind in allen Fällen von einer besonderen, stofflich verschiedenen Zellmembran umschlossen.

Nackte Protoplasten kommen bei den Spaltalgen nicht vor, auch die Hormogonien besitzen ihre in der Plasmolyse nachweisbare Membran.

An der Bildung der Hautschichten betheiligen sich ferner noch die Gallerthüllen und die Scheiden. Die Scheiden sowohl wie die eigentlichen Zellmembranen zeichnen sich beide durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen chemische Reagentien aus und sind deshalb in Beziehung zur Cuticula höherer Pflanzen gebracht worden. Sie haben jedoch mit dieser weder in optischer noch in chemischer Beziehung etwas zu thun. Sie bestehen grösstentheils aus dem ja ebenfalls sehr widerstandsfähigen Chitin.

Abweichend von der Zellhaut der übrigen Zellen besteht die der Heterocysten stets aus Cellulose.

An der Bildung der Gallert- und Schleimhüllen betheiligen sich Stoffe, die die Reaction der Pectine (Färbung mit Rutheniumroth) besitzen. Paragalactanartige Substanzen waren in denselben nicht nachweisbar.

Der Protoplast der Spaltalgen gliedert sich in eine periphere, die Farbstoffe führende Schicht und in eine farblose centrale Partie.

Die Farbstoffe sind nicht gleichmässig in der peripheren Plasmaschicht vertheilt, sie sind vielmehr an äusserst kleine geformte granulaförmige Gebilde gebunden, die in so dichter Lagerung das periphere Plasma erfüllen, dass der Eindruck einer homogenen Färbung desselben erzeugt wird. Sie sind aber leicht darstellbar durch künstliches Quellenlassen der zwischenliegenden Substanz vermittelst conc. Magnesiumsulfat oder Ammoniumsulfatlösung.

Das Chlorophyll und das Phycocyan ist in ein und demselben Farbkörperchen enthalten, so dass ähnliche Verhältnisse wie bei den Plastiden der Rhodophyceen vorliegen.

Die in dieser Weise darstellbaren, die Farbstoffe führenden Körnchen sind zweifellos als die Chromatophoren der blaugrünen

Algen zu betrachten, sie wurden deshalb als Cyanoplasten bezeichnet.

Stärke oder ein stärkeähnlicher Stoff fehlt den Zellen der Spaltalgen, dagegen konnte das schon mehrfach beobachtete Vorkommen von Glycogen bestätigt werden.

In welchen Beziehungen zum Stoffwechsel dieses Glycogen stehe, war seither nicht untersucht. Experimente mit Dunkelkulturen ergaben, dass bei Verdunkelung das Glycogen verschwindet, bei erneuter Beleuchtung aber wieder auftritt. Aus diesen Versuchen ging hervor, dass das Glycogen das erste wahrnehmbare Assimilationsprodukt der Cyanophyceen ist.

Das die Cyanoplasten führende peripher liegende Plasma enthält zwei verschiedene Einschlüsse, welche als Eiweisskrystalle und als Schleimvacuolen bezeichnet wurden. Beide sind streng an das periphere Plasma gebunden und kommen niemals in der ungefärbten centralen Partie der Zelle vor.

Die Eiweisskrystalle finden sich vorzugsweise in Heterocysten und Sporen angehäuft, während sie den vegetativen Zellen rasch wachsender Fäden oft ganz fehlen. Sie sind häufig durch scharfe Kanten begrenzt und documentiren dadurch ihren krystalloiden Charakter. Sie speichern Essigcarmin, S-Fuchsin und Anilinwassersafranin mit besonderer Vorliebe und besitzen ausgesprochene Erythrophilie. Gewöhnliche Hämatoxylinlösungen färben nicht, dagegen färben sich die Krystalloide nach Behandlung mit 1 ‰ Salzsäure durch Hämatoxylin rein blau. Bei der Lebendfärbung von Zellen durch sehr verdünnte Methylenblau- oder Methylviolettlösungen bleiben die Eiweisskrystalle völlig ungefärbt.

Ihre Eiweissnatur erwies sich durch ihr Verhalten gegen Zimmt- und Salicylaldehyd und ferner durch die Zacharias'sche Blutlaugensalz-Eisenchlorid-Reaction. Durch Pepsin-Salzsäure war schon in wenigen Stunden Verdauung eingetreten, einerlei, ob frisches oder fixirtes Material in den künstlichen Magensaft eingetragen wurde. Ebenso fand Verdauung in Pankreatin-Sodalösung statt.

Hungerculturen im Dunkelzimmer ergaben, dass die Eiweisskrystalle dem allmählichen Verbrauch unterliegen. Was ihre Bildung betrifft, so findet dieselbe vorzugsweise dort statt, wo eine Anhäufung von Reservestoffen zum Zweck späteren Verbrauchs eintritt, also in grösstem Maasse in den Sporen. Diese Thatsachen, ferner der Umstand, dass die Krystalloide bei der Keimung der

Sporen verbraucht werden, lassen dieselben als typische Reservestoffe erscheinen. Die Anschauungen Zuckal's über die Kernnatur dieser Gebilde und ihre Theilungsfähigkeit muss ich deshalb für völlig irrig halten.

Die als Schleimvacuolen bezeichneten Einschlüsse bestehen aus einer zähflüssigen Substanz, die sich durch Hämatoxylin leicht färben lässt. Sie unterscheiden sich ausserdem von den Eiweisskrystalloiden durch ihre intensive Farbstoffaufnahme bei der Lebendfärbung mit Methylenblau oder Methylviolett, durch ihre Reaction mit Vanillinsalzsäure und durch ihre Schwärzung bei Behandlung mit Osmiumpräparaten.

Sie enthalten weder Gerbstoff noch Phloroglucin und ich halte ihre Substanz für einen eiweissähnlichen Schleimstoff, ähnlich dem in *Fucus vesiculosus* und vielen anderen Pflanzen vorkommenden, der vielleicht den Mucinen nahesteht.

Die für die körnigen Einschlüsse des peripheren Plasmas festgestellten chemischen und physikalischen Eigenschaften zusammen mit der Unfähigkeit derselben, sich durch Theilung zu vermehren und dem häufig vollständigen Fehlen bei vielen aber trotzdem noch theilungsfähigen Zellen beweisen somit, dass weder die Eiweisskrystalle noch die Schleimvacuolen als Zellkerne oder Substitute von solchen bei den Phycochromaceen in Frage kommen können.

Im Mittelpunkt der Organisationsfrage der Phycochromaceenzelle steht die Frage nach der Natur und Bedeutung der mittleren ungefärbten Partie der Zellen, des sogenannten „Centralkörpers“.

Die vorliegende Untersuchung hat ergeben, dass die als Centralkörper seither bezeichneten Gebilde die Zellkerne der Spaltalgen sind. Maassgebend für diese Beurtheilung war das Verhalten derselben bei der Theilung der Zellen.

In allen Zellen der Phycochromaceen mit alleiniger Ausnahme der Heterocysten, deren Kerne schon sehr frühzeitig degeneriren, ist ein Zellkern in der Einzahl vorhanden.

Die Form desselben ist in hohem Maasse abhängig von den Dimensionen der Zelle; bei runden Zellen kugelig, bei gestreckten ebenfalls gestreckt. Dabei sind längster Durchmesser der Zelle und längste Achse des Kernes parallel.

Die Kerne ruhender Zellen bestehen aus einer nur wenig färbbaren Grundmasse und kleinen dieser eingelagerten Körn-

chen, die einige der gewöhnlichen Kernfarbstoffe — aber nur nach geeigneter Fixage — intensiv speichern.

Diese Körner sind nach ihrem Verhalten beim Theilungsvorgang und gegenüber Farbstoffen und Verdauungsflüssigkeiten identisch mit der chromatischen Substanz der Zellkerne höherer Pflanzen und Thiere, und wurden deshalb als Chromatinkörner bezeichnet.

Sie stehen in keinerlei Beziehung zu den peripher liegenden Eiweisskrystalloiden oder den Schleimkugeln, treten auch niemals isolirt im peripheren Plasma auf und sind deshalb weder mit den Schleimkugeln von Palla noch mit der Gesammtmasse der von Bütschli als „rothe Körnchen" bezeichneten Gebilde identisch.

Von den Zellkernen höherer Organismen unterscheiden sich dagegen die Kerne der Spaltalgen durch das Fehlen von Nucleolen und durch das Fehlen einer färbbaren Kernmembran; eine scharfe Abgrenzung des Kerns gegen das Plasma lässt sich jedoch durch gesättigte Magnesiumsulfatlösung nachweisen.

Bei der Theilung des Kernes verschmelzen die kleinen Chromatinkörnchen mit einander zu grösseren Verbänden, deren Chromosomennatur an günstigem Untersuchungsmaterial nach Fixiren mit schwefliger Säure und Färbung mittelst der angeführten Methoden durch ihr weiteres Verhalten beim Theilungsprocess festgestellt werden konnte.

Der Theilungsprocess geht in der Weise vor sich, dass die Chromosomen senkrecht zur Richtung der späteren Zelltheilungswand auseinanderweichen. Bei dieser Auseinanderbewegung tritt eine streifige, schwach färbbare Verbindungszone in allen Fällen auf, die erst nach vollendeter Zelltheilung eine Rückbildung erfährt.

Die Tochterwand entsteht succedan, sie wird als Ringleiste an der innern Wandfläche im Aequator der Kerntheilungsfigur angelegt und wächst allmählich gegen die schon ausgebildete Theilungsfigur vor, indem sie die Spindelfasern allmählich zu einem die beiden in Rückbildung begriffenen Tochterkerne verbindenden Strang zusammendrängt.

Bei den Formen, bei denen die Zellen nach dem Theilungsprocess zu einem Fadenverband vereinigt bleiben, bleibt an dieser Stelle ein die beiden Tochterzellen verbindender Porus zurück.

Die Veränderungen und Umlagerungen der chromatischen Substanz bei der Theilung der Zellen gehen also in völlig selbstständiger Weise vor sich und dem eigentlichen Zelltheilungsprocess zeitlich voraus.

Dabei stimmen die polare Auseinanderbewegung der chromatischen Substanz und die Ausgliederung einer chromatischen Figur bei den Spaltalgen soweit mit dem mitotischen Theilungsprocess des gewöhnlichen pflanzlichen und thierischen Zellkernes überein, dass an der Kernnatur des seither als „Centralkörper“ bezeichneten Gebildes trotz dem Fehlen von Kernmembran und Nucleolen kein Zweifel sein kann.

Mit diesem Resultat, das zunächst nur an dem für die Untersuchung günstigsten Material gewonnen wurde, erscheint die Kernfrage bei den Spaltpflanzen im Princip in positivem Sinne entschieden und es muss Sache weiterer Untersuchungen sein, auch an den, der jetzigen mikroskopischen Technik noch schwerer zugänglichen, weniger geeigneten Arten die Existenz und mitotische Theilungsweise von Zellkernen nachzuweisen.

Erklärung der Photogramme.

Tafel V u. VI.

(Die Photogramme sind grösstentheils mit selbstgefertigten Bromsilber-Emulsions-Trockenplatten mit der kleinen Camera von Zeiss hergestellt. — Die Erklärung der Buchstaben ist im Texte nachzusehen. Sämmtliche Photogramme sind ohne jede Retouche angefertigt. — Die Photogramme sind aufgenommen mit einem Homogen-Immersion-Apochromat von Zeiss 3,0 mm, Apert. 1,3 und den Ocularen 4, 8, 12, 18.)

Phot. 1. *Anabaena torulosa.* Chromsäure-Subl.-Eisessigfixage. Mikrotomschnitt durch eine Flocke mit Essigcarmin gefärbt. Eiweisskrystalloide leuchtend roth. Canadabalsam. Apochr. 3 mm, Ocul. 4.

Phot. 2. *Anabaena torulosa.* 2% $HgCl_2$-Fixage. Quetsch-Präparat. Essigcarmin. Dammar-Toluol. Periphere Lagerung der Eiweisskrystalloide. Apochr. 3 mm Ocul. 4.

Phot. 3. *Anabaena torulosa.* 2% $HgCl_2$-Fixage. Schwache Tinction mit Essigcarmin. Eiweisskrystalloide nicht ganz durchgefärbt („hohle“ Körner). Periphere Lagerung, Dammar-Toluol. Apochr. 3 mm, Ocul. 4.

Phot. 4. *Anabaena torulosa.* Faden in Pepsin-Salzsäurelösung bei 39° C. 8 Stunden verdaut. Apochr. 3 mm, Ocul. 8 in der Verdauungsflüssigkeit photographirt. *h* = Heterocyste.

Phot. 5. *Oscillaria limosa.* Alkohol-Fixage und Verdauung in Pepsin-Salzsäure. 4 Stunden bei 39°. Apochr. 3 mm, Ocul. 8 in der Verdauungsflüssigkeit photogr.

Phot. 6. *Anabaena torulosa.* SO_2-Alkohol-Fixage. Quetschpräparat. Formhämatoxylin-Eisenlack, Diff. mit HCl-Alkohol und Eisenammonalaun. Toluol-Dammar. Kerntheilungsstadien. Apochr. 3 mm, Ocul. 8.

Phot. 7. *Anabaena torulosa.* SO_2-Alkohol-Fixage. Quetschpräparat. Formhämatoxylin-Eisenlack. Diff. durch HCl-Alkohol und Eisenammonalaun. Toluol-Dammar. Apochr. 3 mm, Ocul. 8. Kerntheilungsstadien.

Phot. 8. *Anabaena spec.* SO_2-Alkohol-Fixage. Quetschpräparat. Formhämatoxylin-Eisenlack. Diff. durch Pikrinsäure-Alkohol. Apochr. 3 mm, Ocul. 4. Toluol-Dammar. Kerntheilungsstadien.

Phot. 9. *Anabaena spec.* SO_2-Alkohol-Fixage. Quetschpräparat. Formhämatoxylin-Eisenlack. Diff. durch Pikrinsäure-Alkohol. Toluol-Dammar. Kerntheilungsstadien. Apochr. 3 mm, Ocul. 8.

Phot. 10. *Anabaena torulosa.* SO_2-Alkohol-Fixage. Quetschpräparat. Formhämatoxylin-Eisenlack. Diff. durch HCl-Alkohol und Eisenammonalaun. Toluol-Dammar. Kerntheilungsstadien. Apochr. 3 mm, Ocul. 8.

Phot. 11. *Anabaena torulosa.* SO_2-Alkohol-Fixage. Quetschpräparat. Formhämatoxylin, Methode II. Diff. durch HCl-Alkohol und Eisenammonalaun. Toluol-Dammar. Kerntheilungsstadien. Apochr. 3 mm, Ocul. 8.

Phot. 12. *Anabaena torulosa.* SO_2-Alkohol-Fixage. Quetschpräparat. Formhämatoxylin, Methode II. Diff. durch HCl-Alkohol und Eisenammonalaun. Toluol-Dammar. Kerntheilungsstadien. Apoch. 3 mm, Ocul. 8. Starke Abblendung.

Phot. 13. Sehr kleine *Nostocacee (Anabaena spec.).* SO_2-Alkohol-Fixage. Quetschpräparat. Formhämatoxylin, Methode II. Diff. durch HCl-Alkohol. Toluol-Dammar. Kerne und Kerntheilungsstadien. Apochr. 3 mm, Ocul. 4.

Phot. 14. *Merismopoedia elegans.* Chromameisensäure-Fixage. Formhämatoxylin-Eisenlack, Methode II. Toluol-Dammar. Jugendliche 16zellige Kolonie. Regelmässigkeit der Theilungsrichtung. Apochr. 3 mm, Ocul. 8.

Phot. 15. *Merismopoedia elegans.* Sulfo-Salicylsäure-SO_2-Alkohol-Fixage. Färbung nach Methode I. Diff. durch HCl-Alkohol. Kerntheilungsstadien. Sehr deutliche Spindelfasern. Apochr. 3 mm, Ocul. 8.

Phot. 16. *Merismopoedia elegans.* Aeltere Tafel. SO_2-Alkohol-Fixage. Formhämatoxylin-Eisenlack. Diff. durch HCl-Alkohol und Eisenammonalaun. Toluol-Dammar. Apochr. 3 mm, Ocular. 8. Kerntheilungsstadien.

Phot. 17. *Merismopoedia elegans.* Aeltere Tafel. Einzelne Zellen und Zellenpaare im optischen Längsschnitt. SO_2-Alkohol-Fixage. Formhämatoxylin, Meth. II. Diff. durch HCl-Alkohol. Toluol-Dammar. Kerntheilungsstadien und Kerne im optischen Längsschnitt der Zellen. Apochr. 3 mm, Ocul. 8.

Das Auftreten und Schwinden von Phosphorverbindungen in der Pflanze.

Von

Leonid Iwanoff.

Die Untersuchung über das Auftreten und die weiteren Schicksale der anorganischen Phosphate in der Pflanze, die ich auf Vorschlag des Herrn Professor W. Pfeffer unternahm, hatte zum Ziele, die Lücke auszufüllen, die in unseren Kenntnissen von der Bedeutung der anorganischen Salze für die Pflanze bestand.

Wegen der kurzen Zeit, die mir zur Verfügung stand, und auch wegen Fehlen von Angaben, die mir für eine genügende Orientirung in der gegebenen Frage hätte dienen können, musste ich mich bei der Untersuchung auf die mikrochemischen Methoden beschränken. Wenn auch meine Schlüsse in Folge dessen nicht die Beweiskraft haben, die ihnen eine makrochemische Arbeit gegeben hätte, so gestattete doch die von mir angewandte Methode mit dem geringsten Zeitaufwande die Frage von verschiedenen Gesichtspunkten aus zu behandeln und sich in der Wahl der Objecte zu orientiren, kurz gesagt, die vorläufige qualitative Untersuchung zu machen, ohne welche keine mehr oder weniger complicirte quantitative Analyse ausführbar ist.

Ich halte es für meine Pflicht, Herrn Geheimrath W. Pfeffer, unter dessen Leitung die Arbeit ausgeführt wurde, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

I. Methodisches.

Zum Nachweise von anorganischen Phosphaten gebrauchte ich die Magnesiummischung und das Ammoniummolybdat, d. h. jene zwei Reagentien, die schon lange zur quantitativen Bestimmung der

Phosphorsäure angewandt werden, und die durch Pfeffer[1]) und Hansen[2]) in die mikrochemische Technik eingeführt wurden. Beide Reagentien wurden nach dem Recepte in Zimmermann's Mikrotechnik angefertigt. Da sie fast garnicht in Bezug auf ihre Brauchbarkeit für mikrochemische Zwecke untersucht worden sind, so musste ich darauf meine besondere Aufmerksamkeit richten[3]).

Zuerst fragt es sich, wie weit die Anwesenheit anderer Stoffe die Reaction beeinträchtigt.

Was die Molybdänsäuremischung anbetrifft, so ist bekannt, dass organische Stoffe (z. B. weinsaures Kalium) die Reaction verhindern, die Wirkung der Magnesiummischung dagegen nicht beeinflussen.

In der That sind zuweilen kleine Mengen von Phosphorsäure, z. B. in Blättern, durch die Molybdänsäurereaction nicht nachzuweisen, wohl aber mit Hilfe der Magnesiummischung. Es kann also nur bei Anwendung der Magnesiummischung aus einem negativen Resultate auf die Abwesenheit anorganischer Phosphate geschlossen werden.

Die Frage, ob in der Zelle andere Stoffe vorhanden sind, die ebensolche Niederschläge mit den genannten Reagentien geben könnten, muss verneint werden. Denn wenn auch Verbindungen des Arsens ähnliche Niederschläge geben, so unterliegt ihre Abwesenheit in der Pflanze keinem Zweifel, und falls die eine oder die andere Reaction eintritt, können wir auf Phosphorsäure im Präparate schliessen.

Um jedoch zu entscheiden, ob die Phosphorsäure als solche in der Pflanze auch vor der Reaction existirte, müssten wir wissen, ob Phosphorsäure in Folge von Zersetzung unbeständiger organischer Phosphorverbindungen unter Einfluss des Reagens oder einfach beim Absterben der Zelle auftreten kann.

Von den organischen Phosphorverbindungen sind besonders die Nucleoalbumine verbreitet, aus deren Zahl ich Legumin und Kasein untersuchte. Es erwies sich, dass bei Einwirkung des Molybdänsäure-Reagens sowohl Kasein als auch Legumin schon nach einigen Minuten, ohne erwärmt zu werden, in geringer Menge den cha-

1) Siehe Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botan., 1872, Bd. VIII, p. 465.

2) Hansen, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. III, Heft 3, p. 96 bis 97, 1885.

3) Einige Angaben über die Empfindlichkeit dieses Reagens in verdünnten Lösungen finden sich bei Schimper, Flora 1890, p. 207.

rakteristischen gelben Niederschlag des Ammoniumphosphomolybdats gaben. Bei Einwirkung dieses Reagens auf Nucleinsäure, welche am Aufbau einer anderen grossen Gruppe zusammengesetzter Eiweisskörper, der Nucleoproteiden, Theil nimmt, bildet sich schon in der Kälte ein reichlicher gelber Niederschlag, es geht also die Zersetzung der Nucleinsäure sehr schnell von statten. Dagegen giebt weder reines (unzersetztes) Lecithin, noch die einen Bestandtheil desselben bildende Glycerin-Phosphorsäure mit der Molybdänsäure-Mischung trotz langen Stehenlassens in der Kälte einen Niederschlag.

Wir sehen also, dass Dank der starken Salpetersäure der Gebrauch dieses Reagens selbst ohne Erwärmen grosse Vorsicht erheischt, da die Bildung eines geringen Niederschlages auf die Zersetzung von phosphorhaltigen organischen Verbindungen zurückgeführt werden kann, während grössere Mengen eines Niederschlages eine solche Erklärung nicht zulassen. Uebrigens zeichnen sich die verschiedenen organischen Phosphorverbindungen der Zelle durch eine grössere Beständigkeit von den im Laboratorium erhaltenen Präparaten aus. Dementsprechend lassen sich in trockenen, mit organischen Verbindungen vollgepfropften Samen nur Spuren von Phosphaten durch die Molybdänsäuremischung nachweisen. Jedenfalls muss die Wirkung dieses Reagens in allen Fällen durch die Reaction der Magnesiummischung einer Nachprüfung unterzogen werden.

Inwieweit man sich andrerseits auf letzteres Reagens verlassen kann, zeigen folgende Versuche:

Bei Einwirkung der Magnesiummischung auf eine ammoniakalische Lösung von Casein und Legumin oder direct auf dieselben unter dem Deckglase kann der charakteristische Niederschlag des Magnesium-Ammoniumphosphats selbst bei längerem Stehen nicht erhalten werden. Nichtsdestoweniger bildet sich ein Niederschlag in Form von runden oder elliptischen Körnchen, welche sich zu unregelmässigen Complexen verbinden. Einen ähnlichen Niederschlag erhielt schon Moraczewski[1]) aus Casein und Vitellin, welcher nachwies, dass dieser Niederschlag eine organische Phosphorverbindung von Eiweiss mit Magnesium darstellt. Der von mir erhaltene Niederschlag unterscheidet sich ein wenig von dem bei

1) Moraczewski, Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1895, Bd. XXI, p. 71; 1898, Bd. XXV, p. 252.

Moraczewski durch seine Form, wohl deshalb, weil der von ihm untersuchte Niederschlag 4—6 Wochen alt war. Meine Niederschläge erinnern zuweilen sehr an die Globoide der Proteinkörner (s. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. VIII, Taf. XXXVIII, Fig. 9). Beim Auflösen in Säuren lassen sie, wie die Globoide, eine dünne Haut zurück, die durch Salpetersäure gelb gefärbt wird.

Im Gegensatz zu den phosphorhaltigen Nucleoalbuminen geben die echten Globuline, wie Conglutin, keinen entsprechenden Niederschlag mit der Magnesiummischung.

Die Nucleinsäure giebt mit dem genannten Reagens anfangs einen Niederschlag, der sehr an den Niederschlag des Casein und Legumin erinnert, bei längerem Stehen jedoch findet wahrscheinlich eine allmähliche Zersetzung unter Ausscheidung von Phosphorsäure statt, da auf den Körnern des Niederschlages das Auftreten von den für das Magnesium - Ammoniumphosphat charakteristischen Kanten und Auswüchsen vor sich geht[1]). Was schliesslich das Lecithin anbetrifft, so ist kein irgendwie merklicher Niederschlag zu beobachten, wohl aber giebt die Glycerin-Phosphorsäure einen Niederschlag in Form von kleinen Körnchen.

Wenn wir also eine Reaction mit dem Molybdänsäurereagens, aber keine mit der Magnesiummischung erhalten, so können wir daraus schliessen, dass eine organische Phosphorverbindung vorliegt, die sich unter dem Einflusse der Säure zersetzt. Erhalten wir dabei mit Magnesiummischung den oben beschriebenen Niederschlag, so kann dies als Hinweis dienen, dass wir es mit organischen Phosphorverbindungen in Form von Eiweiss zu thun haben[2]).

Wie schon von Pfeffer und Schimper (p. 216) angegeben wurde, lässt die Magnesiummischung bis zu einem gewissen Grade

---

1) Moraczewski erhielt auch bei Einwirkung der Magnesiummischung auf Nucleïn den charakteristischen krystallinischen Niederschlag (s. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd XXI, 1895, p. 78).

2) Ausserdem ist darauf hinzuweisen, dass bei Anwendung dieses Reagens in einigen Fällen (Wasserpflanzen, Mesophyll von Landpflanzen) ziemlich lange auf das Erscheinen eines Niederschlages gewartet werden muss. Es treten dann meist schön ausgebildete, mehr oder weniger grosse einzelne Krystalle auf, während die bei schneller Bildung des Niederschlages erscheinenden Skelettformen nicht zu finden sind. Eine solche Verlangsamung, die stets von der besonderen Krystallisationsform begleitet wird, kann entweder durch die diosmotischen Eigenschaften der Plasmahaut, die selbst beim Absterben eine nur langsame Mischung des Phosphates mit dem Reagens gestattet, oder durch die Existenz besonderer Phosphor-Verbindungen, die sich nur langsam unter dem Einflusse des Ammoniaks zersetzen, bedingt werden.

über die Vertheilung der Phosphate in Geweben urtheilen. Während das Ammoniumphosphomolybdat nie in der Zelle sich bildet, kann das Magnesium-Ammoniumphosphat in der Zelle selbst niedergeschlagen werden, sowohl in Skelettformen, als auch in Gestalt von Krystallen. Stets jedoch tritt dabei ein Theil der Phosphate aus der Zelle aus und krystallisirt ausserhalb derselben, weshalb die Anwendung dieses Reagens für ein Studium der Vertheilung nur in gewissen Grenzen möglich ist.

Zum Schlusse dieses Abschnittes gehe ich zur Besprechung derjenigen Reagentien über, welche von verschiedener Seite für organische Phosphorverbindungen empfohlen worden sind.

Zuerst wurde ein solches von Lilienfeld und Monti im Jahre 1892 vorgeschlagen[1]). Nach dieser Methode werden die frischen Objecte mit der Molybdänsäuremischung im Laufe weniger Minuten bis zu einigen Stunden behandelt, wodurch in den Geweben der gelbe Niederschlag der Phosphomolybdänsäure auftritt. Nach sorgfältigem Auswaschen werden die Objecte in Pyrogallol oder Zinnchlorür übertragen, welche die Molybdänsäure zu den blau gefärbten Oxydationsstufen reduciren.

Mit Hilfe dieser Methode wurde von den Autoren in vielen Objecten, sowohl thierischer als auch pflanzlicher Herkunft, Phosphorsäure aufgefunden. Dieselbe Methode ist später von Polacci[2]) angewandt worden, um Phosphor in verschiedenen Objecten pflanzlicher Abstammung nachzuweisen.

Gegen diese Methode wandten sich Raciborski und Heine[3]). Ersterer versuchte augenscheinlich ohne genügende Begründung die Reaction einfach dadurch zu erklären, dass sie zum Theil durch unvollständiges Auswaschen des molybdänsauren Ammoniums, zum Theil durch die Xanthoproteinreaction hervorgerufen werde. Die Versuche Heine's sprechen schon entschiedener gegen diese Methode. Das von ihm bereitete Präparat von Histon, dessen Asche keine Reaction auf Phosphor ergab, zeigte die Reaction Lilienfeld's und Monti's, dazu eine intensivere Färbung als bei der Bearbeitung der an Phosphor reichen Nucleinsäure, und selbst fünfstündiges Kochen in absolutem Alkohol zur Entfernung des

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XVII, 1893, p. 410.

2) Malphigia anno VIII, vol. VIII, 1895; IX, 1896 und Atti dell' Ist. Bot. dell' Università di Pavia, Nuov. Ser. Vol. VI, 1898.

3) Siehe Raciborski, Botan. Ztg. 1893, p. 245, und Heine in Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXII, 2. Heft 1896, p. 132.

Lecithins veränderte nicht merklich die Intensivität der Färbung. Es kann also auch diese Methode keineswegs für den Nachweis der phosphorhaltigen organischen Verbindungen dienen, noch weniger für eine vergleichende Abschätzung des Phosphorgehaltes derselben[1]).

Die Reactionen von Colassak[2]) auf Protagon und Lecithin sind noch wenig geprüft worden, da erstere Verbindung in Pflanzen makrochemisch noch nicht nachgewiesen wurde, während die zweite, wie der Autor selbst angiebt, bis jetzt mikrochemisch von den Oelen nicht unterscheidbar ist.

II. Vertheilung und Verbreitung der Phosphate.

Die einzigen Angaben über Vorhandensein und Vertheilung anorganischer Phosphate finden wir bei Schimper[3]). Er constatirt, dass in Betreff der anorganischen Salze überhaupt die einen Pflanzen, wie z. B. die Mehrzahl der Holzpflanzen, sich mit der für den Gebrauch nothwendigen Menge derselben begnügt, während andere, wie die Mehrzahl der krautartigen Pflanzen, grosse Mengen anhäufen, die den Bedarf bedeutend überschreiten. Im allgemeinen ist die Menge der gespeicherten Salze bei verschiedenen Pflanzen nicht gleich, und variirt dieselbe ohne sichtbare Beziehungen zur systematischen Stellung der Pflanze.

Ein Fehlen der Phosphate bei Holzpflanzen zum Unterschiede von Krautpflanzen konnte ich nicht beobachten[4]). So speichern die Arten *Plantago* sehr geringe, *Platanus* jedoch sehr bedeutende Mengen. In Bezug auf die Vertheilung der Phosphate in verschiedenen Geweben ein und derselben Pflanze constatirte Schimper, dass, ähnlich wie bei den anderen Salzen, sie stets fehlen im primären Meristem, den Siebröhren der Gefässbündel, den Milchgefässen, den Sekretbehältern, dem Pollen, den Samenknospen und

1) Nichtsdestoweniger könnte sie mit Nutzen bei histologischen Untersuchungen angewandt werden, da sie scharfe Bilder der Karyokinese giebt (s. Heine und die Abbildungen bei Polacci).

2) Colassak, Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. XVI, 1899, p. 373.

3) Schimper, Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze, in Flora 1890, p. 207.

4) Ein solches Fehlen wurde für Salpeter von Frank angegeben, s. Lehrb. d. Botan. 1892, p. 567.

in den Samen. Im Mesophyll des Blattes und im Wassergewebe sind sie nur in geringer Menge zu finden, im Cambium aber nur in einigen Fällen. Dagegen gab die Asche der Siebröhren und der Milchgefässe (obgleich nicht bei allen untersuchten Pflanzen) eine starke Reaction auf Phosphor. Alle soeben angeführten Angaben Schimper's kann ich nur bestätigen und will ich nur die folgenden kleinen Ergänzungen machen. In allen von mir untersuchten Samen war, obgleich in sehr geringer Menge freies Phosphat (d. h. mit der Magnesiummischung reagirendes) vorhanden, was am besten mit der Magnesiummischung gezeigt werden kann[1]).

Bedeutend grössere Mengen freier Phosphate sind in den Knollen und Zwiebeln von *Dahlia* und *Allium* vorhanden, wo, wie dies von Hansen und dann von Leitgeb und Zimmermann gezeigt wurde[2]), man mit Alkohol eine Fällung von Calciumphosphat in Gestalt von Sphärokrystallen bewirken kann. Dagegen sind in Blüthenzwiebeln von *Allium Schoenoprasum*, wie auch in den Samen, nur sehr geringe Mengen freier Phosphate zu finden.

Wie schon Schimper angegeben hat und ich es bestätigen kann, sind Phosphate besonders reichlich gespeichert im farblosen Parenchym der Rinde, und des Markes sowohl des Stengels als auch der Wurzel. Im Mesophyll sind nur Spuren zu entdecken, was besonders gut im Mesophyll bei *Agave* oder *Begonia* zu sehen ist, das sich sehr bequem ohne Gefässbündel, welche ebenfalls keine merklichen Mengen von Phosphaten enthalten, herausschneiden lässt. Da auch die Epidermis fast keine Phosphate enthält *(Primula Auricula, Agave americana)*, so sind im Blatte diese fast ausschliesslich in den Parenchym-Scheiden concentrirt, wobei die Hauptnerven am meisten davon enthalten, während in den secundären, tertiären u. s. w. Nerven die Menge derselben stufenweise abnimmt. In einigen Fällen jedoch ist eine Speicherung bedeutender Mengen auch im Mesophyll möglich. Ein solcher Fall liegt

1) Ich habe die Samen folgender Pflanzen untersucht: *Phaseolus vulgaris*, *Ph. multiflorus*, *Ricinus communis*, *Vicia Faba*, *Cucurbita Pepo*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *L. luteus*, *Helianthus annuus*, *Sinapis alba*, *Triticum sativa*, *Avena sativa*, *Caltha palustris*, *Zea Mais*, *Mirabilis Jalapa*. Die grössten Mengen kann man in den Samen von *Lupinus luteus* finden, dagegen fehlten die Phosphate fast ganz (nur Spuren) in den Samen der gesperrt gedruckten Arten.

2) Hansen, l. c., und Flora 1889, p. 408; Leitgeb, Mittheilungen aus dem botan. Instit. zu Graz 1888; Zimmermann, Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle, p. 311.

bei panachirten Blättern vor. Man beobachtet daselbst eine sehr deutliche Anhäufung von Phosphaten in den farblosen Theilen. Dass die weissen Theile wesentlich ärmer an Phosphor (in der Asche), als die grünen sind, war schon früher und zwar mit Hilfe der quantitativen Analyse von Church constatirt worden (siehe Schimper, Botan. Ztg. 1888 p. 88).

Ich untersuchte die panachirten Blätter von *Sambucus nigra*, *Cornus sp.*, *Aucuba japonica*, *Phalaris arundinacea*, *Aesculus Hippocastanum*, *Calosia sp.* *Agave americana*, *Kohlea japonica* und *Pandanus Veitschii*. Der Contrast ist besonders bei denjenigen Pflanzen auffällig, wo die grünen Theile wenig Phosphate enthalten, wie z. B. bei *Phalaris*, *Sambucus*, *Agave* und *Kohlea*[1]).

Ausser der erwähnten deutlichen grösseren Anhäufung der freien Phosphate im Hauptnerve zeigt die Vertheilung derselben im Blatte keine Regelmässigkeit. So enthielten bei *Salix alba* der untere, mittlere und obere Theil eines 5 cm langen Blattes im Mesophyll[2]) ungefähr dieselbe Menge von Phosphaten, bei *Salix nigricans* dagegen ergab die Untersuchung eines Blattes derselben Länge, auf gleiche Weise geprüft, eine deutliche Zunahme der Menge der Phosphate gegen die Spitze hin, und im Blatte von *Salix purpurea* sogar eine Abnahme in derselben Richtung. Selbst an ein und demselben Objecte kann man alle drei Fälle beobachten (*Prunus fruticosa*).

Dasselbe gilt von der Vertheilung der Phosphate im Hauptnerve und im Blattstiele.

In einigen Pflanzen, wie z. B. bei *Salix alba*, ist der Blattstiel sehr arm an Phosphaten, und beim Uebergange desselben in die Blattfläche ist ein Auftreten von bedeutenden Mengen von Phosphaten zu beobachten; dem entgegengesetzt enthält im Blatte von *Syringa* der Blattstiel mehr, oder jedenfalls nicht weniger davon, als der mittlere Theil des Hauptnerven der Blattfläche. Andere Pflanzen, nämlich *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster sp.*, *Cornus*, *Pru-*

1) Eine einzige Ausnahme aus den von mir untersuchten Pflanzen macht *Pandanus Veitschii*, in dessen jungen Blättern bei allgemeinem geringen Gehalte an Phosphaten kein Unterschied zwischen den farblosen und den grünen Theilen, in älteren sogar ein merklich grösserer Gehalt in grünen Theilen zu finden ist. Eine solche Vertheilung erklärt sich hier dadurch, dass das farblose Gewebe hauptsächlich aus sehr lockerem Luftparenchym besteht.

2) Unter Mesophyll verstehe ich, wenn nicht besonders angegeben, die Theile des Blattes zu beiden Seiten des Hauptnerven.

nus fruticosa, Ulmus scabra, Betula alba und *Aesculus Hippocastanum* zeigten im allgemeinen eher eine Abnahme der Phosphate im Blattstiele im Vergleich zum Hauptnerven des Blattes.

Ein gewisser Zusammenhang ist zwischen dem Gehalte an Phosphaten und dem Alter des Blattes zu beobachten. Da das Meristem mit den primären Anlagen der Blätter keine anorganischen Phosphate enthält, anderseits in alten abfallenden Blättern nur geringe Mengen von Phosphaten vorhanden sind, so muss das Maximum auf ein zwischenliegendes Stadium fallen, welches bei verschiedenen Pflanzen auf verschiedene Entwickelungsstadien des Blattes kommt. So z. B. wird für *Salix babylonica* dieses Maximum (22/V) in jungen sich entfaltenden Blättern gefunden, bei *Elodea* in den Blättchen nahe der Spitze, wo die Wirtel noch dicht gedrängt stehen, bei *Spiraea* dagegen im vollständig erwachsenen Blatte.

Im Stengel sowohl der Kraut- als auch der Holzpflanzen konnte ich immer freie Phosphate finden. Die Wurzeln wurden nicht näher untersucht.

Schliesslich fand ich in der Blüthe [1]), wenn auch in geringer Menge, anorganische Phosphate in allen Theilen, mit Ausnahme des Pollens. In den Blumenblättern *(Papaper, Helianthemum, Prunus)* sind gewöhnlich wenig, in den Samenknospen nur Spuren davon vorhanden [2]).

Aus anderen Klassen des Pflanzenreichs fand ich Phosphate bei Moosen *(Funaria hygrometrica, Catharinea undulata, Marchantia polymorpha)* und Algen *(Spirogyra, Cladophora, Nostoc pruniforme* und *Phormidium autumnale)*.

Bei Pilzen (zwei Agaricineenarten) lassen sich im Stiele geringe Mengen durch beide Reagentien nachweisen, im Hute aber nur durch die Molybdänsäuremischung, was auf organisch gebundene Phosphate an Stelle der freien hinweist. Ausserdem erhält man bei Einwirkung der Magnesiummischung auf Schnitte des Hutes rundliche unregelmässige Massen, wie sie bei Einwirkung desselben Reagens auf Nucleoalbumine entstehen, woraus mit einiger Wahr-

1) Untersucht wurden der Blüthenstiel, die Blumenblätter, die Wände des Fruchtknoten, die Samenknospen, die Staubblätter und der Pollen.

2) Bemerkenswerth ist, dass in den abgefallenen Blumenblättern (*Papaver orientale*) fast ebenso viel Phosphate enthalten sind, wie in den Blumenblättern der Knospe; auf diese Weise verliert die Pflanze eine gewisse Menge des für sie so unentbehrlichen Stoffes.

scheinlichkeit der Schluss auf ihre Anwesenheit im Pilze gezogen werden könnte, was ich jedoch vorläufig unterlasse in Anbetracht der geringen Anzahl der von mir untersuchten Objecte.

III. Quellen der anorganischen Phosphate in der Pflanze.

Dass die Pflanze grössere oder geringere Mengen Phosphor aus dem Boden aufnimmt, und zwar auch aus sehr verdünnten Lösungen[1]), ist durch zahlreiche Analysen der Kulturpflanzen erwiesen worden, aber das Auftreten von Phosphaten durch Abspaltung von organischen Verbindungen ist, wenn auch wahrscheinlich, so doch nicht sicher erwiesen. Nur Tammann[2]) hat in den Samen der Erbse 0,324 % P_2O_5 und in zwölftägigen etiolirten Keimlingen 0,443 % gefunden, also eine deutliche Zunahme der anorganischen Phosphate bei der Keimung constatirt. Dieses Resultat widerspricht nach der Meinung des Autors den früheren Bestimmungen der löslichen Stoffe, welche Kellner[3]) für die Erbse gemacht hat. In der That zeigen die Analysen Kellner's eine deutliche Abnahme der Phosphate, und zwar ungefähr auf denselben Stadien, wie bei Tammann, was durch die Zahlen 0,816 % und 0,626 % ausgedrückt wird. Es ist möglich, dass dieser Widerspruch darauf zurückzuführen ist, dass Kellner den ganzen Gehalt des gelösten Phosphors durch Verbrennen des Wasserextractes bestimmte, worin organische Verbindungen, ähnlich der kürzlich von Pasternak entdeckten Oxymethylphosphorsäure, enthalten sein konnten, während bei Tammann in Folge der Fällung des Wasserextractes mit Magnesiummischung diese Säure nicht völlig niedergeschlagen wurde. Die bedeutend höheren Zahlen der Analysen Kellner's sprechen ebenfalls für eine solche Erklärung.

Wir sind jedoch nicht berechtigt, diesen Widerspruch als endgültig gelöst anzusehen, schon deshalb nicht, weil Tammann es mit etiolirten Pflanzen zu thun hatte, während Kellner sie wahrscheinlich am Lichte zog. Dieser Unterschied der Bedingungen aber konnte, wie ich es weiter zeigen werde, ebenfalls die verschiedenen

1) Schlösing bewies quantitativ die Möglichkeit der Anwendung von Lösungen, die nur Zehnteltheile eines Milligramms auf 1 Liter enthielten. Comptes rendus, 1898, p. 820.

2) Tammann, Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. IX, 1885, p. 416.

3) Kellner, Die landwirthsch. Versuchsstation, Bd. XVII, 1874, p. 408.

Resultate der Analysen zur Folge haben. Nach Tammann beschäftigte sich Schimper mit der Frage. Er sagt in seiner im Jahre 1890 erschienenen Arbeit über die Rolle der anorganischen Salze: „Die organischen Verbindungen, in welchen letztere gleichsam verborgen waren, werden gespalten, so dass dieselben in der Keimpflanze auch in frischen Geweben nachweisbar werden“ und führt dann an, dass Phosphate in Keimlingen von *Zea Mais* entstehen, die aus Samen in destillirtem Wasser gezogen wurden, ohne die sonstigen Versuchsbedingungen anzugeben. Dieses Fehlen von genaueren Angaben bewog Pasternak[1]) in seiner kürzlich erschienenen Arbeit den Zweifel auszusprechen, ob die Pflanze in der That organische Verbindungen bis zur Bildung von Phosphaten spalte, um dann unter Energieaufwand den entgegengesetzten Process auszuführen, und eine Erklärung der Resultate Schimper's in der Unvollkommenheit der angewandten Methode zu suchen[2]).

Aus diesem kurzen Ueberblick ist zu ersehen, dass ein neues Studium der Frage nach der Bildung der Phosphate erforderlich war.

Ich untersuchte die keimenden Samen folgender Pflanzen: *Phaseolus multiflorus, Lupinus luteus, Helianthus annuus, Sinapis alba, Brassica Napus, Vicia Faba, Vicia sativa, Zea Mais, Avena sativa, Secale cereale*. Die Samen wurden gewöhnlich vorher im trocknen Zustande mit beiden Reagentien untersucht, darauf in destillirtem Wasser oder auf mit demselben Wasser durchtränktem Filtrierpapier zum Keimen gebracht und dann in verschiedenen Keimungsstadien untersucht. Die Untersuchung ergab, dass die Keimung von einer reichlichen Bildung anorganischer Phosphate begleitet wird. Da sie nur in geringen Mengen in trockenen Samen enthalten sind, so ist ihr Auftreten sehr auffallend. Das erste Auftreten von anorganischen Phosphaten fällt zuweilen sehr genau nach Ort und Zeit mit dem Anfang des Wachsens zusammen.

So sind Phosphate bei *Phaseolus multiflorus* zuerst nachweisbar in der Wurzel und dem hypokotylen Gliede und in demjenigen Theile des Samenlappens, der an die Achse des Keimlings befestigt ist. Am vierten Tage nach Beginn der Keimung zeigte die Reaction Phosphate in allen Theilen des Keimlings an, besonders

---

1) Siehe Pasternak, Revue générale de Botanique. No. 133, 134, 1900.

2) In der That kann das von Schimper empfohlene Kochen mit der Molybdänsäuremischung zu falschen Resultaten führen, wie dies von Pasternak für die Oxymethylphosphorsäure gezeigt wurde.

reichlich in den stark wachsenden Achsentheilen und in der Haupt- und in den Nebenwurzeln,. woselbst die Reaction in den Wurzelenden, 1 mm von der Spitze, gelang. Dagegen war in den Primordialblättern und in der Knospe des Stengels noch sehr wenig an Phosphaten vorhanden. Ebenso fand keine merkbare Zunahme der anorganischen Phosphate in den Samenlappen statt mit Ausnahme derjenigen Theile, die direct an der Befestigungsstelle mit dem Achsentheile liegen.

Um zu untersuchen, in welchem Zusammenhange die Samenlappen zum übrigen Theile des Keimlings stehen, trennte ich im trockenen Samen die Samenlappen vom übrigen Theile ab, liess den einen und den anderen Theil auf Filtrirpapier wachsen und verpflanzte sie darauf in ausgewaschenen Sand. Nach einem Tage war im gequollenen Keimling ohne Samenlappen noch kein Phosphat zu finden, aber schon am zweiten Tage erschien es mit dem Beginn des Wachsthums in der Wurzel und im hypokotylen Gliede. Dagegen konnte man in den am Lichte ergrünten Samenlappen nur geringe Mengen von Phosphaten nachweisen. Obgleich den abgetrennten Samenlappen die Möglichkeit, Zersetzungsproducte abzugeben, — die nach Puriewitsch[1]) eine wichtige Bedingung für ihre Entleerung ist — zwar nicht geboten ist, so häufen sie doch nicht einmal in der Menge Phosphate an, in welcher solche in wachsenden Pflanzentheilen und in Keimlingen angetroffen werden. Also erscheint die Fähigkeit der Samenlappen von *Phaseolus multiflorus*, für sich allein ihre organischen Phosphorverbindungen in bedeutender Menge zu zersetzen, als zweifelhaft, während die übrigen Theile des Keimlings diese Fähigkeit besitzen.

Ein ähnliches Verhalten zeigten die ebenfalls von einander getrennten Theile des Keimlings bei *Vicia sativa*, nur dass in den Samenlappen ein wenig bedeutendere Mengen auftreten. Zu gleicher Zeit ist an diesen Pflanzen deutlich zu sehen, dass mit dem Quellungsprocess keine Zersetzung organischer Phosphorverbindungen eintritt[2]). Da wir aber andererseits wissen, dass während des Auf-

1) Siehe Puriewitsch, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, p. 1.

2) Diese Thatsache stimmt auch mit den morphologischen Aenderungen, die nur durch Quellung des Samens hervorgerufen werden, überein (s. Lüdtke, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 21, p. 62). Nur bei *Lupinus luteus* kann man schon nach eintägigem Aufenthalte in feuchter Atmosphäre bei 27° C. in den Zellen der Samenlappen ein Auftreten von Phosphaten constatiren; da jedoch schon die trockenen Samen dieser Pflanze bedeutende Mengen davon enthalten, so war der mikrochemische Nachweis nicht sehr überzeugend.

quellens eine ziemlich energische Athmung unterhalten wird, so erscheint es als wahrscheinlich, dass die organischen phosphorhaltigen Reservestoffe nicht diesem Processe dienen.

Es unterliegt also keinem Zweifel, dass bei der Keimung der Samen eine Zersetzung organischer Phosphorverbindungen unter Bildung freier Phosphate vor sich geht, dadurch wird jedoch keineswegs die Frage beantwortet, ob stets und überall in den Zellen auf diese Weise organische Phosphorverbindungen zersetzt werden. Nimmt man letzteres an, so widerspricht einer solchen Auffassung auf den ersten Blick die Möglichkeit, einige Pflanzen (s. unten) so zu ziehen, dass sie keine freien Phosphate mehr enthalten. Es kann jedoch thatsächlich die Phosphorsäure fehlen, wenn nur parallel zu ihrer Bildung fortwährend ein Verbrauch derselben statthat, und zwar derart, dass sich die Resultate dieser beiden Processe gegenseitig aufheben. Wir können aber durch verschiedene äussere Bedingungen dieses Gleichgewicht stören, nämlich wenn wir die Pflanze dunkel stellen, und sie dadurch hungern lassen, was eine gesteigerte Zersetzung von Eiweissstoffen in der Zelle zur Folge hat. — Bilden sich hierbei freie Phosphate, wie z. B. Asparagin, Tyrosin und andere Producte bei der Zersetzung der Eiweissstoffe?

Zur Lösung dieser Frage machte ich folgende Versuche:

Aus dem Blatt von *Agave americana* wurden Stücke des Mesophylls herausgeschnitten, die weder mit dem einen noch mit dem anderen Reagens auf freie Phosphate reagirten, und im Dunklen auf feuchtem Sande gehalten; am 23. V., nach Verlauf von zwei Wochen, wurden sie untersucht und es erwies sich, dass der grössere Theil schon abgestorben und zersetzt war, dass aber in den noch lebenden frischen Theilen keine anorganischen Phosphate vorhanden waren.

Auf ähnliche Weise kultivirte ich die Pflänzchen von *Catharinea undulata.* Direct von der Erde abgehoben, enthielten sie geringe Mengen Phosphate, die verschwanden, wenn die Pflänzchen in ausgewaschenen Sand gepflanzt und auf 4 Tage ans Licht gestellt wurden.

Solches phosphatfreie Moos wurde nun ins Dunkle gebracht, aber trotz eines 18tägigen Aufenthaltes daselbst liess sich weder mit dem einen noch mit dem anderen Reagens anorganisches Phosphat nachweisen. Der grössere Theil der Pflanzen hatte schon ein kränkelndes Ansehen, indem die unteren Blätter merklich gelb

geworden waren; für die Reactionen wurden natürlich nur die noch frischen grünen Theile verwandt. Ein dritter Versuch wurde mit den durch Kultur vollständig ihres anorganischen Phosphors beraubten Keimlingen von *Plantago Psyllium* gemacht, welche am 6. VI. ins Dunkle gestellt wurden und am 11. VI. und 14. VI., beide Male mit demselben negativen Resultate auf Phosphate geprüft wurden. Schliesslich wurden die Blätter einer fleischigen Pflanze (*Kohlea japonica*), die keine freien Phosphate enthielten, ohne weitere Operationen mit dem abgeschnittenen Ende ins Wasser getaucht und dunkel gestellt (am 19. V.). Die Untersuchung auf freie Phosphate am 10. VI. ergab gleichfalls ein negatives Resultat.

Wir können also sagen, dass die ausgewachsene Pflanze, gezwungen durch Hungern ihre Eiweissstoffe zu zersetzen, keine anorganischen Phosphorverbindungen ansammelt. Ein solches Resultat scheint der oben angeführten Thatsache zu widersprechen, nämlich dem schnellen Erscheinen anorganischer Phosphate beim Keimen. Beide Thatsachen können jedoch in Einklang gebracht werden, wenn wir die verschiedenen Stoffe berücksichtigen, über die die Zelle einerseits bei der Keimung, andererseits im ausgewaschenen Zustande verfügt.

Die Zellen des Samens (der Knospen, Knollen, Zwiebeln u. s. w.) sind mit einer Menge Reservestoffe angefüllt, die zur Ernährung des Keimlings bestimmt sind. Von organischen Phosphorverbindungen enthalten sie vornehmlich Nucleoalbumine (Legumin, Globoidsubstanz [?]), Lecithine und die vor nicht langer Zeit von Pasternak (l. c.) entdeckte Oxymethylphosphorsäure. Ausserdem müssen wir unter die Reservestoffe auch wohl die Nucleoproteïde zählen, an deren Zusammensetzung echte Nucleïne theilnehmen, die bei der Zersetzung die für sie charakteristischen Xanthinbasen geben. Denn letztere wurden von Salomon, Schultze und Bosshard und von Kossel[1]) in keimenden Samen, jungen Keimlingen, in treibenden Sprösslingen, Knollen u. s. w. gefunden, d. h. überall da, wo Reservestoffe vorhanden sind, was das Vorkommen von Nucleoproteïden unter ihnen sehr wahrscheinlich macht.

Wie bekannt, findet die Zersetzung aller dieser Körper bei

1) Siehe Schulze und Bosshard, Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. 9, p. 437.

der Verdauung im Magensafte oder beim Kochen mit verdünnten Säuren unter Abspaltung von Phosphorsäure statt[1]).

Es ist daher nicht zu verwundern, wenn bei Anwesenheit eines grossen Vorrathes solcher Stoffe in einer Periode gesteigerten Verbrauches eine Bildung von anorganischen Phospaten zu beobachten ist[2]). Ausser den Reserve- oder plastischen Stoffen beobachtet man in der Zelle noch Stoffe, welche unumgängliche Bestandtheile des Protoplasten sind, die Pfeffer die formativen, Kossel die primären nennt. Diese Verbindungen, die vielleicht sehr zusammengesetzte Complexe bilden, besitzen eine grössere Beständigkeit, als die für den Zerfall bestimmten Reservestoffe[3]). In der That besitzt nach Untersuchungen von Reinke, Frank, Schwarz und Zacharias[4]) der Protoplast ausgewaschener Zellen eine besondere Beständigkeit gegenüber der Verdauung durch den Magensaft, und ist die Menge der verdauten Stoffe eine geringe. Zugleich aber wissen wir, dass alle diese Stoffe, die nicht verdaut werden (Nucleïne, Plastine u. s. w.) grössere oder kleinere Mengen von Phosphor enthalten. Auf diese Weise ist es auch theoretisch vorauszusehen, dass, wenn in der Zelle der Phosphor nur als ein nothwendiger Bestandtheil des Protoplasten selbst zurückbleibt, er nur mit dem Tode des Protoplasten abgespalten werden kann.

Dass in der That in solchen Zellen Phosphor noch enthalten ist, wenn auch in sehr geringer Menge, wird durch seinen Nachweis in der Asche des Objectes bewiesen.

Dass der Phosphor dabei nicht nur im Zellkern enthalten ist, liess sich dadurch beweisen, dass die Asche von *Spirogyra* nach vorhergehender Entfernung des Zellkerns und der Pyrenoide durch eine 10% Kochsalzlösung auf Phosphor reagirte.

Aus den vorhergehenden Versuchen mit phosphatfreien Pflanzen

1) So wird im thierischen Organismus der Gehalt an organischem Phosphor im Harne bei der Einführung von Stoffen, die an Nucleïn oder Pseudonucleïn reich sind, gesteigert. Siehe Hammarsten, p. 477.

2) Daraus ist zu ersehen, dass man schon a priori, wie dies jedoch Pasternack (l. c.) thut, keine Analogien mit Salpeter erwarten konnte, das ja niemals als Zersetzungsproduct des Eiweisses auftritt.

3) So ist jetzt schon eine complicirte Verbindung des Lecithins mit Eiweiss — Lecithinalbumin — bekannt, die nur schwer und nicht vollständig das Lecithin bei Behandlung mit Alkohol-Aether abgiebt. Siehe Hammarsten, p. 31.

4) Reinke, Unters. d. botan. Labor. d. Univers. Göttingen, 1881, Heft II. — Fr. Schwarz, Cohn's Beiträge zur Biologie, 1892, Bd. 5, p. 126. — Zacharias, Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XI, 1893, p. 293.

ersehen wir, dass die formativen organischen Phosphorverbindungen gleich den plastischen (s. oben) nicht als Athmungsmaterial gebraucht werden. Wenn jedoch die Zelle Reservestoffe enthält und im Wachsen begriffen ist, dann zersetzt sie ihre organischen Phosphorverbindungen unter Abspaltung freier Phosphate. Deshalb muss in jungen Organen, die aus dem Meristem hervorgehen, das wahrscheinlich phosphorhaltige Reservestoffe enthält (s. weiter Abschn. IV), stets freies Phosphat auftreten. In der That, in den unten beschriebenen Kulturversuchen mit *Phaseolus*, *Sinapis* und *Helianthus* ohne Phosphor, waren stets geringe Mengen anorganischer Phosphate in den oberen jungen Theilen zu finden. Auf dasselbe weist auch die oben erwähnte Vertheilung der Phosphate im Blatte in Abhängigkeit vom Alter hin.

Auf diese Weise kann in der Pflanze das anorganische Phosphat zweifacher Herkunft sein: entweder kommt es direct aus dem Boden, oder es wird in der Pflanze selbst durch Zersetzung plastischer organischer Phosphorverbindungen gebildet.

IV. Die Assimilation der anorganischen Phosphate.

Werden die anorganischen Phosphate von der Pflanze assimilirt, d. h. werden sie zur Bildung organischer Verbindungen verbraucht? Auf diese in so allgemeiner Form gestellte Frage können wir mit Sicherheit eine positive Antwort geben, da wir wissen, dass während des Wachsens der Pflanze eine ganze Reihe organischer Phosphorverbindungen gebildet wird, die an der Bildung des Plasmas und des Kernes theilnehmen. Jedoch sind die Einzelheiten dieses Processes noch nicht aufgeklärt. So wissen wir nicht, ob die Pflanze in gleichem Maasse die Phosphate, die sie dem Boden entnimmt, und solche, die in der Pflanze selbst durch Zersetzung gebildet werden, verbraucht. Da wir sowohl die einen als auch die anderen mit Hilfe solcher Reagentien nachweisen, welche die Zelle tödten, so ist nie die Möglichkeit ausgeschlossen, dass die auf verschiedene Weise gebildeten Phosphate in der Zelle in Form verschiedener leicht zerfallbarer Verbindungen sich befinden, die für die Assimilation verschieden geeignet sein könnten.

Von gleicher Bedeutung wäre es zu bestimmen, bei welchen Bedingungen und wo in der Pflanze die Assimilation stattfindet.

Um womöglich einige Aufklärung zu gewinnen, stellte ich die folgenden Versuche an:

Zuerst will ich die Versuche über das Schwinden der Phosphate in der Pflanze besprechen. Zu diesem Zwecke liess ich Samen von *Phaseolus multiflorus*, *Sinapis alba*, *Helianthus annuus* und *Vicia sativa* keimen, und brachte dieselben dann in eine Wasserkultur mit Knop'scher Lösung ohne Phosphorsalz oder in mit salzsäurehaltigem Wasser ausgewaschenen Sand. Da die Samenlappen von *Phaseolus*, *Helianthus* und *Vicia* einen grossen Vorrath an organischen Phosphorverbindungen besitzen, so wurden, um möglichst bald phosphatfreie Pflanzen zu erhalten, die Samenlappen auf verschiedenen Entwickelungsstadien abgeschnitten. Ausserdem wurden in ausgewaschenen Sand gepflanzt: die im Freien auf Beeten gezogenen Keimlinge von *Plantago Psyllium und Plantago Lagopus* und auch ganze Pflänzchen des Mooses *Catharinea undulata*.

Diese Kulturen ergaben folgendes Resultat.

Helianthus, welcher am 4. V. mit intacten Samenlappen gepflanzt worden war, zeigte nach 24 Tagen (am 28. V.) folgende Vertheilung: In den Wurzeln sehr geringe Mengen, meist nur Spuren, im hypokotylen Gliede ziemlich viel, in den Samenlappen gar keine, im ersten Zwischenknoten und höher im Stengel nur Spuren von Phosphaten. In den ersten Blättern sehr wenig, im Blattstiel gar keine, im zweiten Paar der noch nicht ausgebildeten Blätter viel, obgleich im Blattstiel weniger als in der Blattfläche. Im dritten Blattpaare (noch in der Knospe) und in den übrigen Blättchen der Knospe ebenfalls ziemlich viel Phosphate, aber weniger als im zweiten Blattpaare. Es sind also die Phosphate in jungen noch nicht entwickelten Theilen concentrirt. Die Kultur anderer bei denselben Bedingungen gezogenen Pflanzen [1]) ergab ganz dieselben Resultate.

1) Ebensolche Keimlinge von *Helianthus*, die aber ihrer Samenlappen beraubt wurden, zeigten nach einer Kultur vom 4. V. bis zum 3. VII. bei der Untersuchung nur noch geringe Mengen Phosphate in den Blättern der Knospe. Weiter musste die Kultur aufgegeben werden, da die Pflanze zu leiden anfing. — *Phaseolus multiflorus* wurde nach Entfernen der Samenlappen in einem Stadium, als schon die Nebenwurzeln sich entwickelten, in ausgewaschenen Sand und in Knop'sche Nährlösung ohne Phosphorzusatz gebracht. Nach einer gewissen Verzögerung im Wachsen, die durch die Operation des Abschneidens der Samenlappen bedingt wurde, setzten die Keimlinge ihre Entwickelung fort und erreichten nach zwei Monaten eine Höhe von 50 cm. Bei der jetzt erfolgten Untersuchung der Pflanze waren weder in den Wurzeln noch in den Blättern Phosphate enthalten und nur ganz in der Nähe der Spitze des

Nur in den Keimlingen von *Plantago Psyllium* und *P. Lagopus*, die aus dem Garten in eine Sandkultur übertragen wurden, konnte man ein vollständiges Schwinden der Phosphate aus allen Theilen in anderthalb Wochen hervorrufen. Dank der Abwesenheit der Seitenknospen kam das Wachsthum dabei zum Stillstand.

Bei *Catharinea undulata* konnte man auch ein solches Schwinden, wie schon gesagt, in 4 Tagen bewirken, wobei ebenfalls kein Wachsthum zu beobachten war. Da ich für die Prüfung auf Phosphate nicht einzelne Theile des Mooses nahm, sondern ganze Pflänzchen, so wird die Voraussetzung, dass sich nur die relative Menge der Phosphate ändert, ausgeschlossen, und kann man hier von einem vollständigen Schwinden der anorganischen Phosphate sprechen. Von Wasserpflanzen wurde *Spirogyra* untersucht, die schon nach 10 Tagen keine Reaction auf anorganische Phosphate gab.

Auf diese Weise ist Folgendes zweifellos:

1. Die durch Zersetzung von organischen Phosphorverbindungen in der Pflanze entstandenen Phosphate werden ebenso wie die aus den Boden stammenden assimilirt.
2. Ein vollständiges Schwinden von Phosphaten ist nur in Pflanzen (oder Organen) möglich, die ihr Wachsthum eingestellt haben, während ihre Anwesenheit in jungen wachsenden Theilen stets constatirt werden kann.

Stengels, in den jungen Blättchen der Knospe war nach einem dreimonatlichen Wachsen kein Schwinden der Phosphate zu constatiren. Bei der Entwickelung der Knospen in den Achseln der unteren Blätter zu jungen Trieben erschienen in denselben Phosphate. Das gleiche Resultat ergaben die Keimlinge, die noch im trockenen Samen ihrer Samenlappen beraubt worden waren und die in einer Sandkultur im Laufe von zwei Monaten gewachsen waren. Sie erreichten dabei eine Höhe von 15 cm; es konnten jedoch immer noch Phosphate in den oberen wachsenden Theilen nachgewiesen werden. Bei *Sinapis alba*, dessen Samen am 4. V. in ausgewaschenen Sand ausgesät wurden, konnte schon am 26. V., als die Pflanze eine Höhe von 9 cm erreicht hatte, kein freies Phosphat in den Wurzeln, im Stengel, den Samenlappen und in den ersten drei Blättern mehr entdeckt werden, während sie in den jungen Blättern der Knospe noch in geringer Menge vorhanden waren. Am 24. Juli fingen bei solchen Keimlingen sich Nebentriebe zu bilden an, da der Hauptspross zu wachsen aufhörte. Bei der Untersuchung waren nur ganz unter der Spitze des Stengels in jungen Blättern (besonders in den Blättchen der Knospe) freie Phosphate zu finden. Eine gleiche Vertheilung war in einem Seitentriebe zu bemerken, der sich in der Achse eines phosphatfreien Blattes entwickelt hatte. Auch enthielt eine sich eben entwickelnde Knospe im unteren Theile des Stengels, wenn auch in geringer Menge, freie Phosphate.

Letztere Thatsache kann entweder durch eine besondere Fähigkeit der jungen Theile, Phosphate zu speichern, oder durch ihre Bildung an Ort und Stelle in Folge der Zersetzung der in dem meristematischen Gewebe abgelagerten Baustoffe erklärt werden.

Die oben angeführten Daten (s. oben II, über das Auftreten von Phosphaten) sprechen eher für den Zerfall phosphorhaltiger Reservestoffe.

Was die Bedingungen anbetrifft, bei welchen ein Verbrauch des Phosphors vor sich geht, so war nach Analogie mit anderen Processen in der Pflanze im voraus ein Einfluss des Lichtes zu erwarten (direct oder indirect durch die von ihm hervorgerufene Assimilation der Kohlensäure). Die Beziehung zur Assimilation der Kohlensäure war zu erwarten angesichts der schon erwähnten Beobachtung von bedeutender Speicherung anorganischer Phosphate in farblosen Theilen der panachirten Blätter im Vergleich zu den grünen Theilen. Zwecks einer genaueren Erkenntniss des Zusammenhangs zwischen der Assimilation der Phosphate einerseits und dem Lichte und der Assimilation der Kohlensäure andrerseits stellte ich folgende Versuche an:

An den nur wenig Phosphate enthaltenden Blättern von *Salix purpurea*, *Prunus fruticosa* und *Amygdalus nana*, die im Garten wuchsen, wurden die mittleren Theile jedes Blattes mit Stanniolstreifen bedeckt.

Nach 5 bis 7 Tagen wurden die beleuchteten und verdunkelten Theile solcher Blätter auf folgende Weise untersucht. Genau gleiche Stücke zu beiden Seiten des Hauptnerven wurden herausgeschnitten und im Präparat mit dem Molybdänsäurereagens behandelt. Beim ruhigen Stehen des Präparates giebt die aus dem Gewebe austretende Phosphorsäure mit dem Reagens einen Niederschlag in Form eines gelben Ringes von verschiedener Breite und Intensität der Färbung, der schon ohne Hilfe des Mikroskops bei Vergleichung der Präparate die Menge der freien Phosphate abschätzen lässt. Die Untersuchung mit der Magnesiummischung lässt ohne Anwendung des Mikroskops keine so bequeme quantitative Schätzung zu, der Nachprüfung wegen wandte ich natürlich auch dieses Reagens an. Ungefähr 20 auf diese Weise untersuchte Blätter gaben übereinstimmend das Resultat, dass die verdunkelten Stellen immer mehr Phosphate als die beleuchtet gewesenen enthalten. Natürlich war dieses Resultat besonders dann in die Augen fallend,

wenn die beleuchteten Stellen wenig oder überhaupt keine Phosphate enthielten.

Ein genauerer Versuch wurde mit abgeschnittenen Trieben von *Amygdalus nana* unternommen[1]). Die Triebe wurden in Wasser unter eine Glocke gestellt, zugleich mit einer Schale, die schwache Citronsäure und doppeltkohlensaures Natrium enthielt, deren Mengen so gewählt waren, dass das Maximum des Kohlensäuregehaltes unter der Glocke bis auf höchstens 2 % steigen konnte. Die eine von solchen Glocken mit einem Zweige, dessen Blätter mit Stanniolstreifen bedeckt waren, wurde ans Licht gestellt, eine andere ganz gleiche, mit demselben Kohlensäuregehalt und mit ebensolchen Stanniolstreifen an den Blättern, wurde ins Dunkle gebracht.

Dank der erhöhten Assimilation in Folge des grösseren Kohlensäuregehaltes wurde das Resultat noch überzeugender, als früher. Die beleuchteten Partien enthielten gar keine Phosphate, während die mittleren verdunkelten Theile deutliche gelbe Ringe um die Blattstückchen gaben.

Im Dunkeln enthielten umgekehrt alle Theile des Blattes Phosphate, in deren Vertheilung entweder kein merklicher Unterschied sich zeigte oder es waren in dem oberen Theile des Blattes weniger als in dem mittleren und unteren Theile davon zu finden, wie dies bei der Vertheilung der Phosphate im normalen Blatte dieser Pflanze der Fall ist[2]).

Zu diesen Versuchen könnte jedoch bemerkt werden, dass das Licht hier nicht als Factor wie bei der Assimilation thätig ist, sondern dass es durch eine Reizwirkung die Anhäufung der Phosphate im Gewebe verhindert. Um zu beweisen, dass hier gerade die Assimilation eine Rolle spielt, stellte ich abgeschnittene Zweige vom *Amygdalus* unter eine Glocke, in welcher die Kohlensäure durch Kalilauge absorbirt wurde (s. Pfeffer, Pflanzenphys. I, Fig. 48). Die einen Zweige wurden in Wasser gestellt, andere in eine Lösung von phosphorsaurem Natrium (1 pro Mille). An den Blättern wurden, wie früher, Stanniolstreifen befestigt.

Die Untersuchung nach einer Woche ergab, dass in einigen

---

1) Für derartige Versuche müssen stark transpirirende Pflanzen vermieden werden, da ein grosser Unterschied in der Transpiration der mit Stanniol bedeckten und der unbedeckten Stellen wesentlich das Resultat beeinträchtigen kann.

2) In abgeschnittenen Zweigen fliesst das Phosphat dem Blatte aus dem Stengel zu, in welchem es stets direct nachgewiesen werden kann.

Fällen kein Unterschied bestand, in anderen die verdunkelten Stellen bedeutend weniger Phosphate als die beleuchteten enthielten [1]).

Auf Grund dieses letzten Versuches, bei welchem die Pflanzen sich von den normal wachsenden nur durch Fehlen der Assimilation der Kohlensäure unterschieden, kann die Behauptung aufgestellt werden, dass das Schwinden der Phosphate gerade an diesen Process gebunden ist und von dem Lichte nur insofern abhängt, als letzteres die Assimilation der Kohlensäure bedingt. Die geringe Menge der freien Phosphate im Mesophyll erklärt sich auf diese Weise durch beständige Umwandlung derselben in organische Verbindungen, d. h. durch ihre fortgesetzte Assimilation. Da eine solche Umwandlung in organische Phosphorverbindungen in dem Blatte ununterbrochen stattfindet, ohne von einer Anhäufung derselben begleitet zu werden, so können wir daraus schliessen, dass sie in andere Theile der Pflanze übergeführt werden. Dafür spricht noch die Thatsache, dass in den Leitbahnen für organische Stoffe — in den Siebröhren — wir reichlich organische Phosphorverbindungen antreffen. Natürlich bedürfen alle diese Voraussetzungen zu ihrer Bestätigung noch weiterer Untersuchungen.

Zur Frage nach dem Verbrauchsorte der anorganischen Phosphate übergehend, müssen wir auf Grund des soeben Gesagten annehmen, dass der Verbrauch hauptsächlich in den Blättern stattfindet (oder überhaupt in grünen Pflanzentheilen). Da wir aber wissen, dass in farblosen Organismen (*Cuscuta*, Pilze) auch ein Verbrauch stattfindet, so ist die Annahme gestattet, dass in chlorophyllführenden Pflanzen der Verbrauch der Phosphate nicht ausschliesslich an die grünen Theile gebunden ist. So ist es sehr wahrscheinlich, dass das meristematische Gewebe zu einer solchen Assimilation befähigt ist. Die Vertheilung der Phosphate zeigt, dass sie im Meristem verschwinden und nur in der Asche nachgewiesen werden können.

Ihr Erscheinen bei dem Auswachsen der Knospen und die Bildung des für die Nucleoalbumine charakteristischen Nieder-

1) Diese letztere Thatsache erklärt sich durch die ziemlich bedeutende Transpiration, welcher die Blätter unter der Glocke unterworfen waren. Es versteht sich, dass die mit dicht anliegendem Stanniol bedeckten Theile bedeutend geringer im Vergleich zu den beleuchteten transpiriren und dass sie in Folge dessen weniger Phosphate anhäuften.

schlages mit der Magnesiummischung *(Elodea)* spricht auch dafür, dass im Meristem ein bedeutender Vorrath an organischen Phosphorverbindungen niedergelegt ist. Wir haben jedoch keinen directen auf Versuche basirenden Beweis, dass der Process der Bindung gerade im Meristem stattfindet, und dass die Anwesenheit von organischen Phosphorverbindungen nicht durch die besondere Fähigkeit des Meristems, solche aus den Blättern kommende Verbindungen zu speichern, erklärt werden kann.

Ebenso steht es mit der Assimilation der Phosphate in den Samen bei der Reifung der Früchte. Hier führt die Beobachtung der Vertheilung derselben in verschiedenen Entwickelungsstadien ebensowenig zu einer bestimmten Ansicht. So war bei *Papaver orientale* am 7. Juni in den Samenknospen des noch nicht befruchteten Fruchtknotens nur wenig freies Phosphat vorhanden, aber schon bald nach der Befruchtung begann ein bedeutender Zufluss desselben, sodass am 12. Juni in den durchsichtig gewordenen Samenknospen sehr viel anorganische Phosphate gefunden wurden. Bedeutend weniger davon war im grünen Gewebe der Wände der Frucht und im schwammigen, weissen an Stärke reichen Gewebe, welches das Innere der Kapsel ausfüllte, vorhanden. Doch nach 2 Wochen war in den Samen, welche gelb zu werden begannen, eine deutliche Abnahme der Phosphate zu bemerken, welche schliesslich in den hellbraunen Samen ganz verschwinden. Auf weiteren Entwicklungsstadien und in den reifen schwarzen Samen sind gar keine Phosphate mehr vorhanden.

Eine ebensolche Speicherung von Phosphaten im Anfange der Entwickelung der Frucht, und eine allmähliche Abnahme derselben bis zum vollständigen Schwinden noch lange vor dem Eintrocknen konnte ich bei den Samen von *Caltha*, *Trollius*, *Acacia* und *Prunus Cerasus* beobachten. Diese zwei Thatsachen (das Erscheinen und das darauf folgende Schwinden der Phosphate) lassen eine zweifache Deutung zu. Phosphate können (s. oben II) entweder in Folge eines Zuflusses aus anderen Pflanzentheilen oder Dank der Zersetzung von organischen Phosphorverbindungen im gegebenen Organe auftreten. Sowohl das eine, wie das andere kann in diesem Falle möglich sein. Für die erstere Erklärung spricht die Thatsache, dass auf dem Wege, welcher die Frucht mit der übrigen Pflanze verbindet, d. h. im Fruchtstiele, stets die Anwesenheit von Phosphaten nachgewiesen werden kann. Für die zweite Deutung

fällt der Umstand ins Gewicht, dass beim Wachsen des Keimes, wie beim Wachsen eines jeden Organs, eine Zersetzung von organischen Phosphorverbindungen stattfinden muss. Welche von diesen Möglichkeiten der Wirklichkeit entspricht, kann ohne weitere Versuche nicht entschieden werden. Ebenso kann das Schwinden der Phosphate in den Samen sowohl durch ihre Wanderung aus dem Samen in andere Theile (ähnlich ihrer Wanderung aus alten Blättern), als auch durch ihre Bindung beim Entstehen organischer Verbindungen erklärt werden. Die eine wie die andere Voraussetzung bedarf hier ebenfalls des experimentellen Beweises.

Ausser der Untersuchung der Veränderungen des Gehaltes an Phosphaten im ganzen Samen beobachtete ich dasselbe auch in den wichtigsten Theilen des Samens — dem Endosperm und dem Keime —, um genauer zu bestimmen, in welchem Theile sich die soeben beschriebenen Aenderungen abspielen. Von Samen ohne Endosperm wählte ich *Amygdalus nana*, *Prunus* und die Papilionaceen *Caragana arborescens*, *Vicia Faba*, *Pisum sativum* und *Phaseolus multiflorus*.

Bei der Untersuchung erwies es sich, dass das allmählich schwindende Endosperm immer sehr viel anorganische Phosphate enthält, während der Keim (hauptsächlich die Samenlappen) in den einen Fällen viel, in dnn anderen wenig davon enthielt. So kann man bei *Vicia Faba* in einem Stadium, bei welchem das Endosperm noch nicht ganz aufgezehrt ist und welches noch grosse Mengen von Phosphaten enthält, im Keime nur Spuren nachweisen.

Dasselbe ist auch auf früheren Stadien zu beobachten. Ebenso sind die Phosphate im Samen von *Pisum sativum* vertheilt. Dagegen enthalten *Caragana arborescens*, *Orobus niger*, *Prunus* und *Amygdalus nana* im Keime der noch unreifen Samen mit noch nicht aufgebrauchtem Endosperm bedeutende Mengen von Phosphaten, die nur nach vollständigem Verbrauch des Endosperms verschwinden.

Bei *Phaseolus multiflorus* enthält ein 3,5 mm langer Same im Endosperm und im Keime noch bedeutende Mengen von Phosphaten, bei einer Länge von 9 mm aber, wenn das Endosperm noch nicht ganz verzehrt ist, kann im Keime eine merkliche Abnahme der Phosphate beobachtet werden. In Samen mit Nährgewebe kann ein solches Schwinden im Endosperm selbst beob-

achtet werden. So ist in einem 4 mm langen Samen von *Pastinaca sativa* noch sehr viel Phosphat vorhanden, jedoch nach der Erlangung der endlichen Grösse, aber noch im grünen Samen, nur Spuren zu entdecken. Der trockene Samen enthält gar nichts davon.

Daraufhin kann man sagen, dass in Samen ohne Nährgewebe die Assimilation im Keime selbst stattfindet (wenn eine solche überhaupt im Samen vor sich geht), im Samen mit Nährgewebe auch im Endosperm[1]).

Resultate.

Zum Schlusse fasse ich die Hauptresultate, die sich aus meiner Arbeit ergeben, kurz zusammen.

1. Im Gegensatz zu den Nitraten sind die anorganischen Phosphate sehr verbreitet, sodass es wohl kaum höhere wachsende Pflanzen giebt, die dieselben entbehren.
2. Die Phosphate häufen sich bei sonst gleichen Bedingungen vorzugsweise in jungen, wachsenden Theilen an.
3. Als Quelle für anorganische Phosphate können neben dem Boden auch organische Phosphorverbindungen der Pflanze dienen, die bei der Zersetzung Phosphorsäure abspalten werden.
4. Zu einer solchen Abspaltung werden nur die plastischen Stoffe, nicht die formativen benutzt.
5. Die Athmung hat gewöhnlich nicht einen Zerfall der organischen Phosphorverbindungen zur Folge.
6. Das Wachsthum hat stets eine solche Zersetzung zur Folge.
7. Die auf die eine, wie auf die andere Weise entstandenen Phosphate werden von der Pflanze assimilirt:
   a) in Blättern und wahrscheinlich auch im
   b) Meristem und
   c) in den Samen.

---

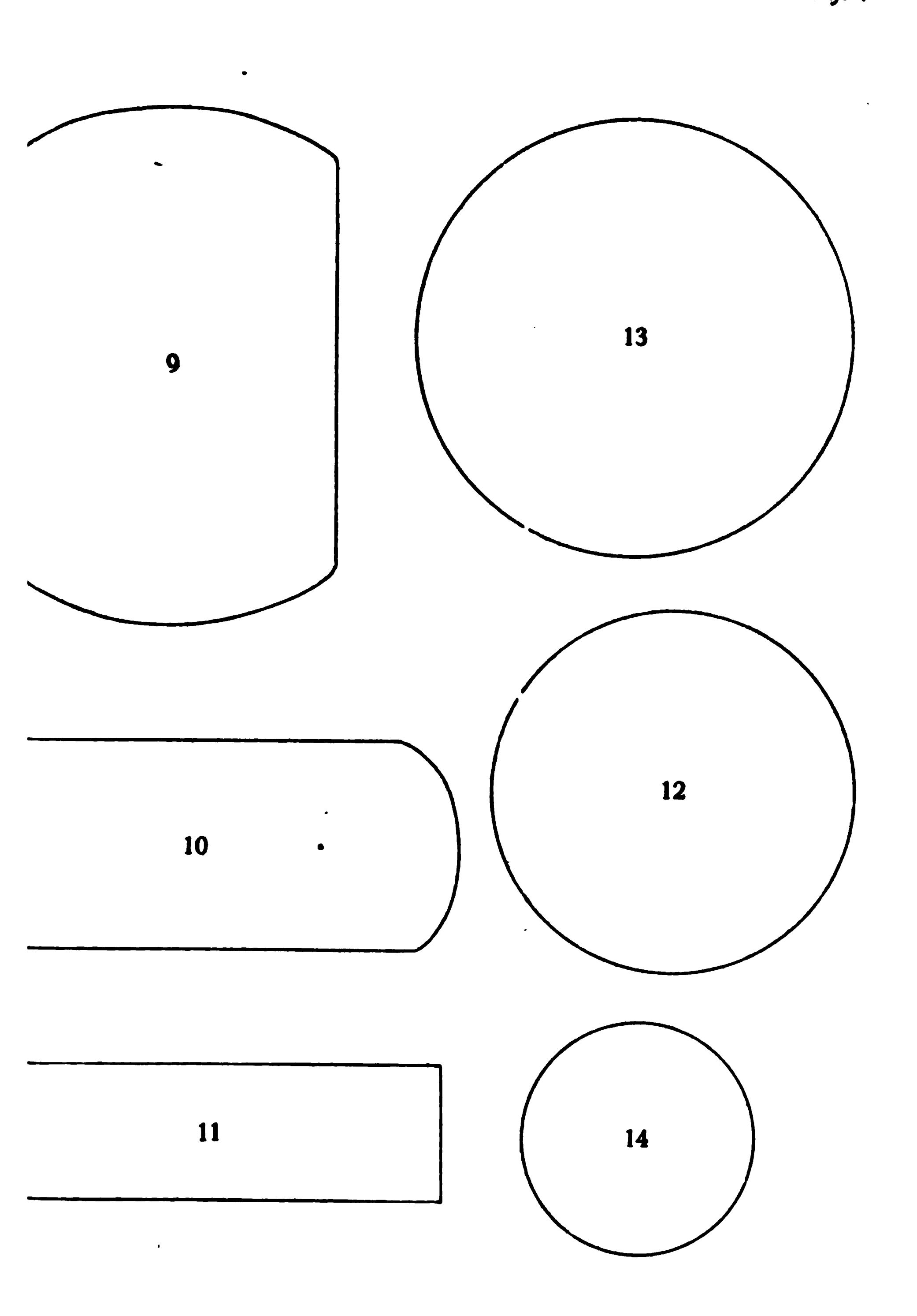
1) Bei Pilzen hat die Assimilation wahrscheinlich nicht in den Sporen, sondern im Gewebe des Hutes statt, da hier keine Phosphate nachzuweisen sind, während der Fuss noch deutlich mit der Magnesiummischung reagirt.

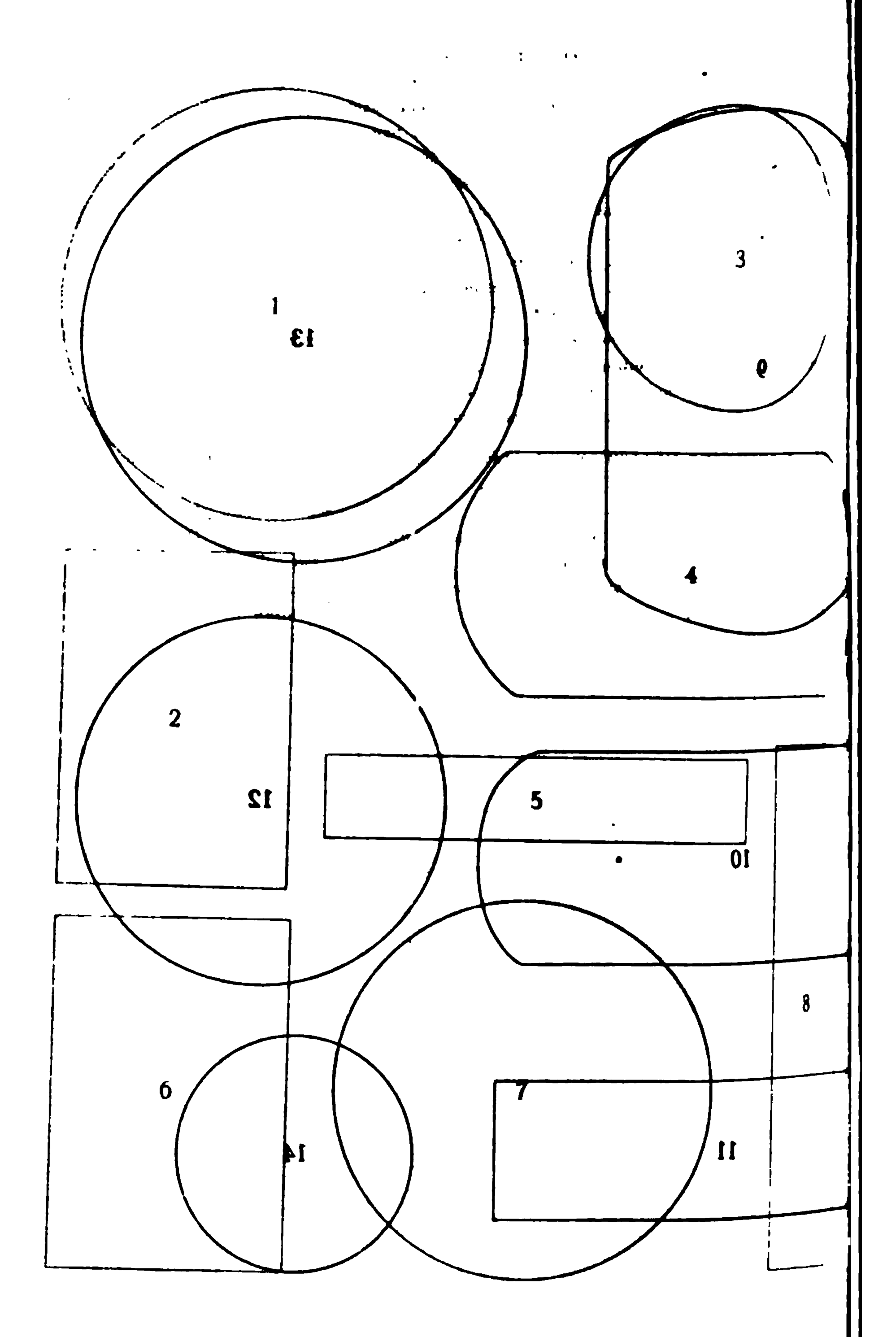
8. Die Assimilation in den Blättern hängt vom Lichte ab, jedoch nicht direct, sondern durch Vermittelung der durch dasselbe hervorgerufenen Assimilation der Kohlensäure.
9. Das Verschwinden der freien Phosphate in Samen geht lange vor dem Eintrocknen derselben von statten, und zwar ist in Samen ohne Endosperm hauptsächlich der Keim zur Assimilation (dieselbe natürlich vorausgesetzt) fähig, in den endospermhaltigen dagegen auch das Endosperm.

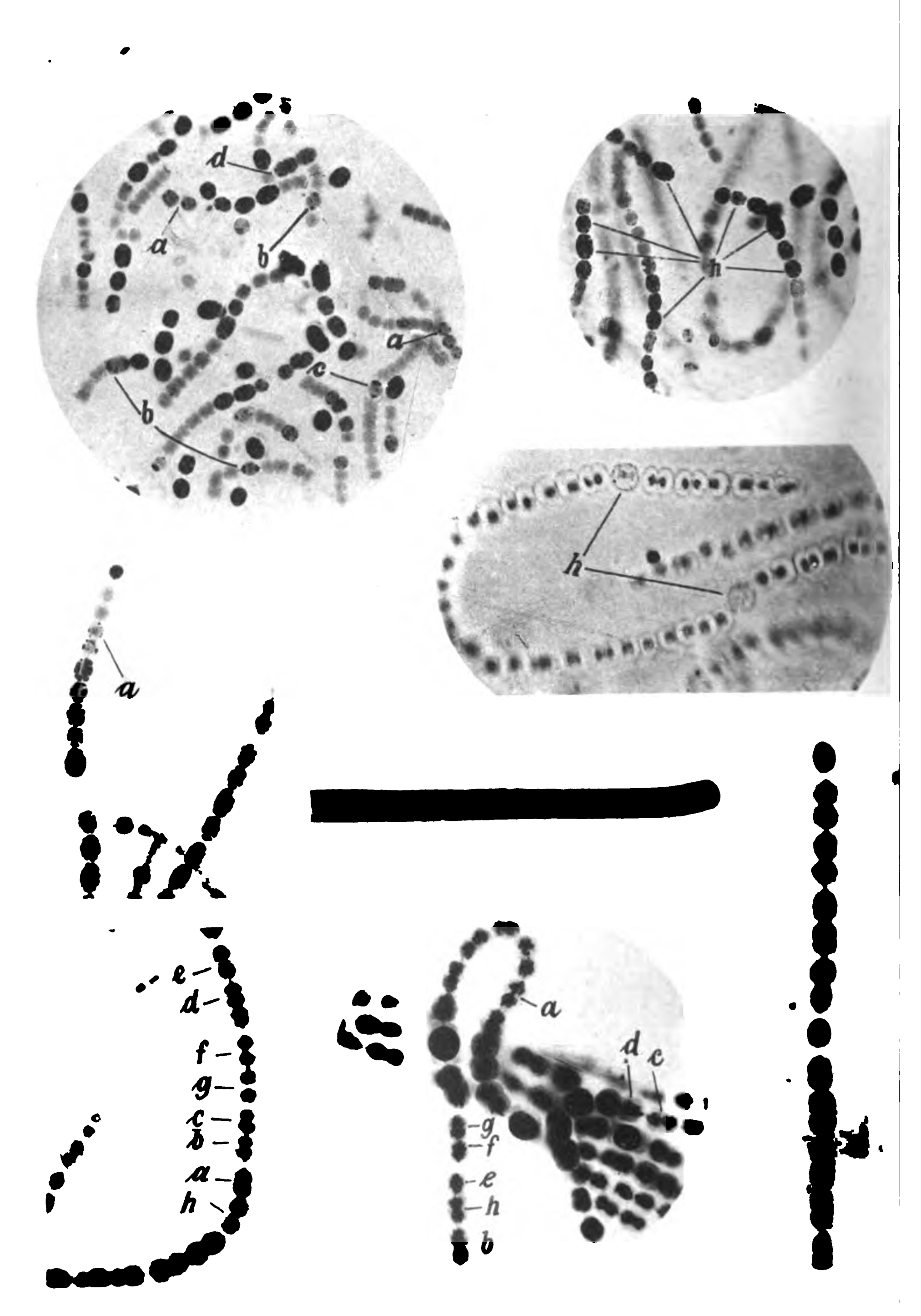
Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band XXXVI.

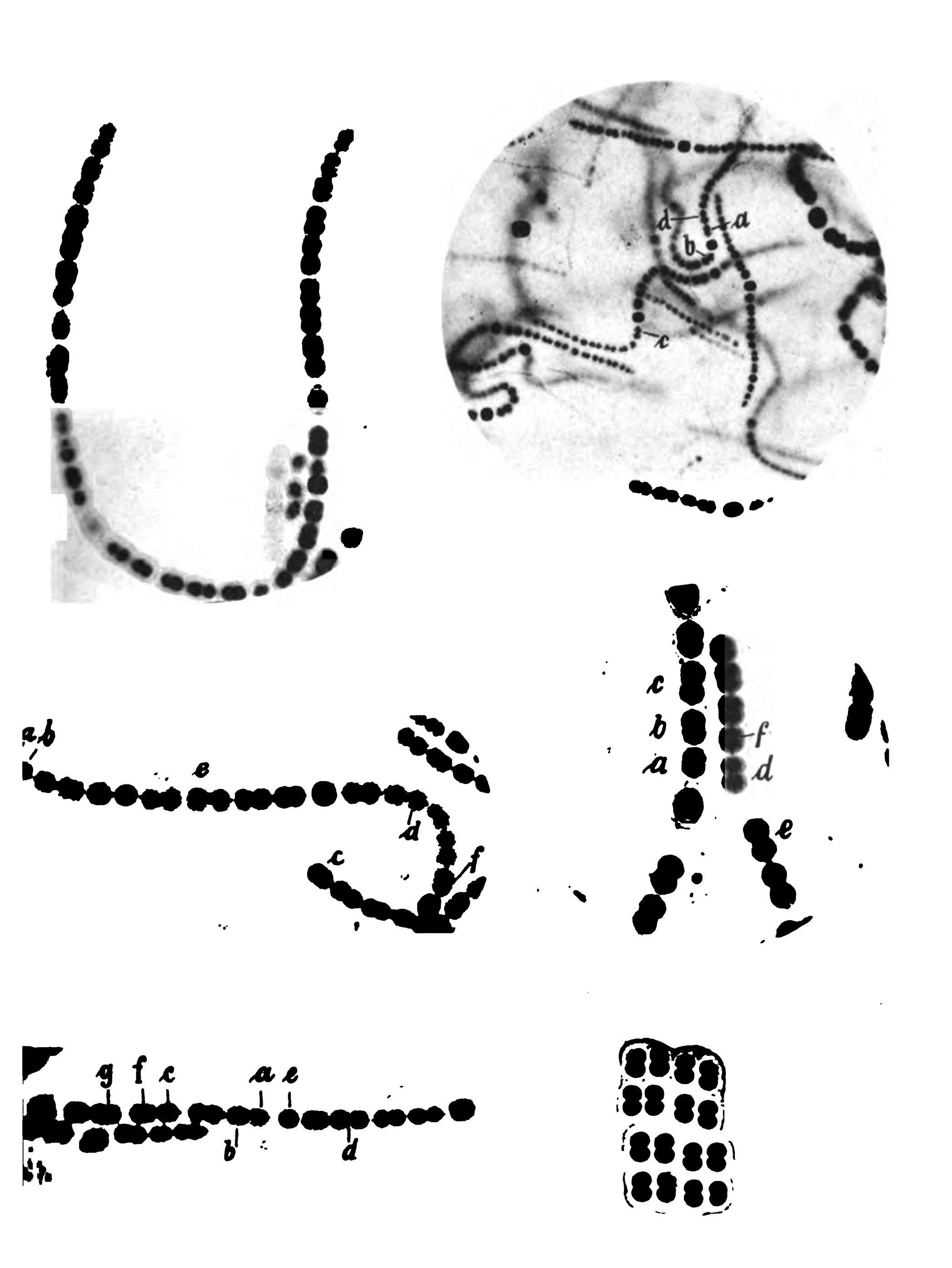
Seite


9
13
10
12
11
14

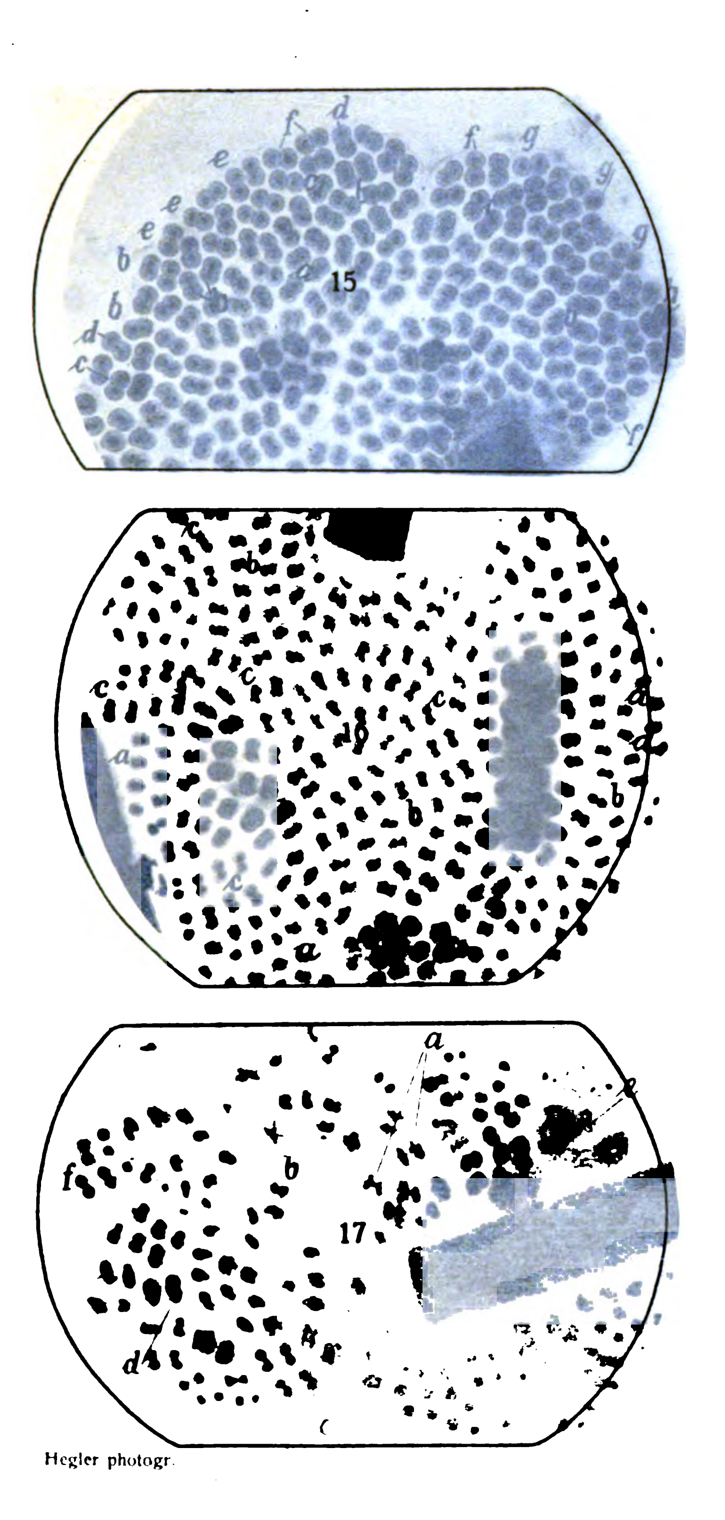

1
13
2
12
3
9
4
5
10
6
14
7
11
8



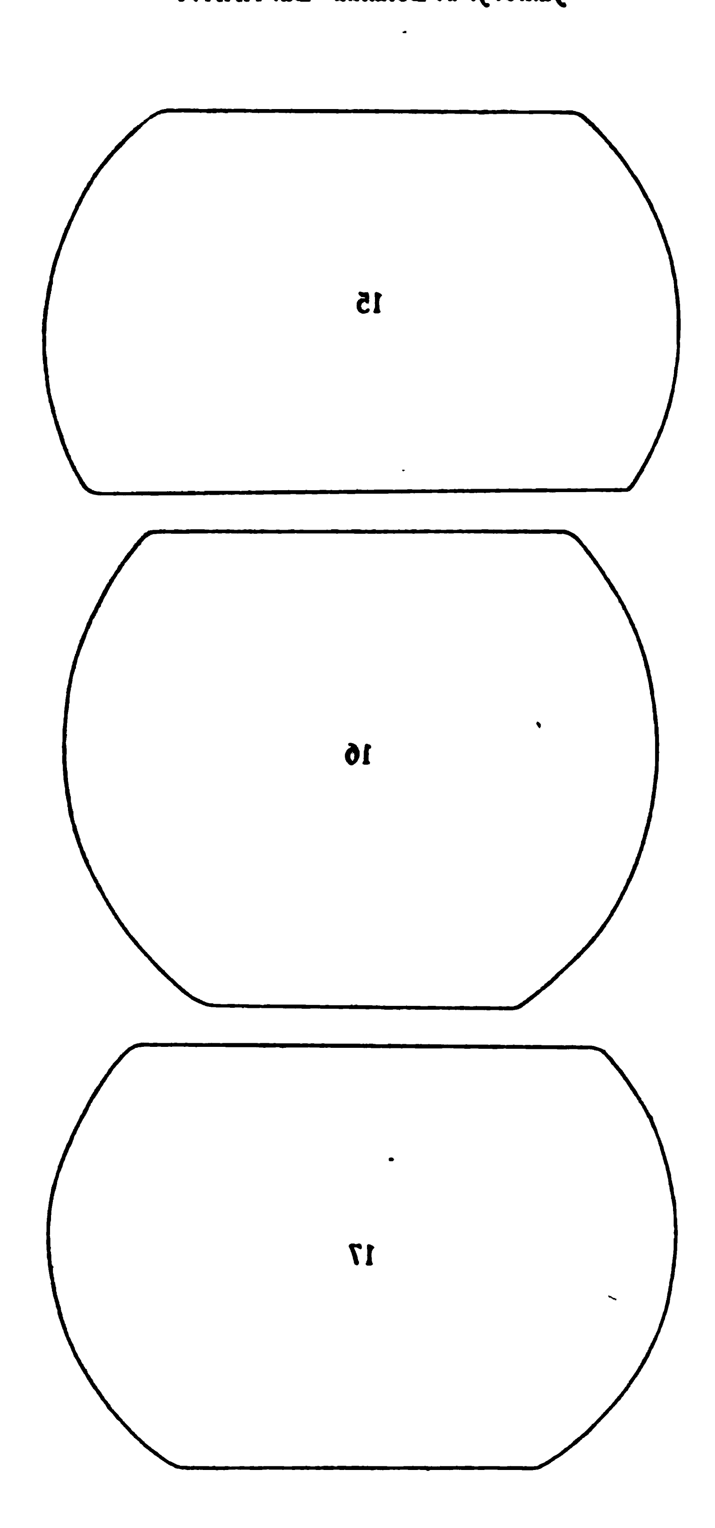
Hegler photogr.

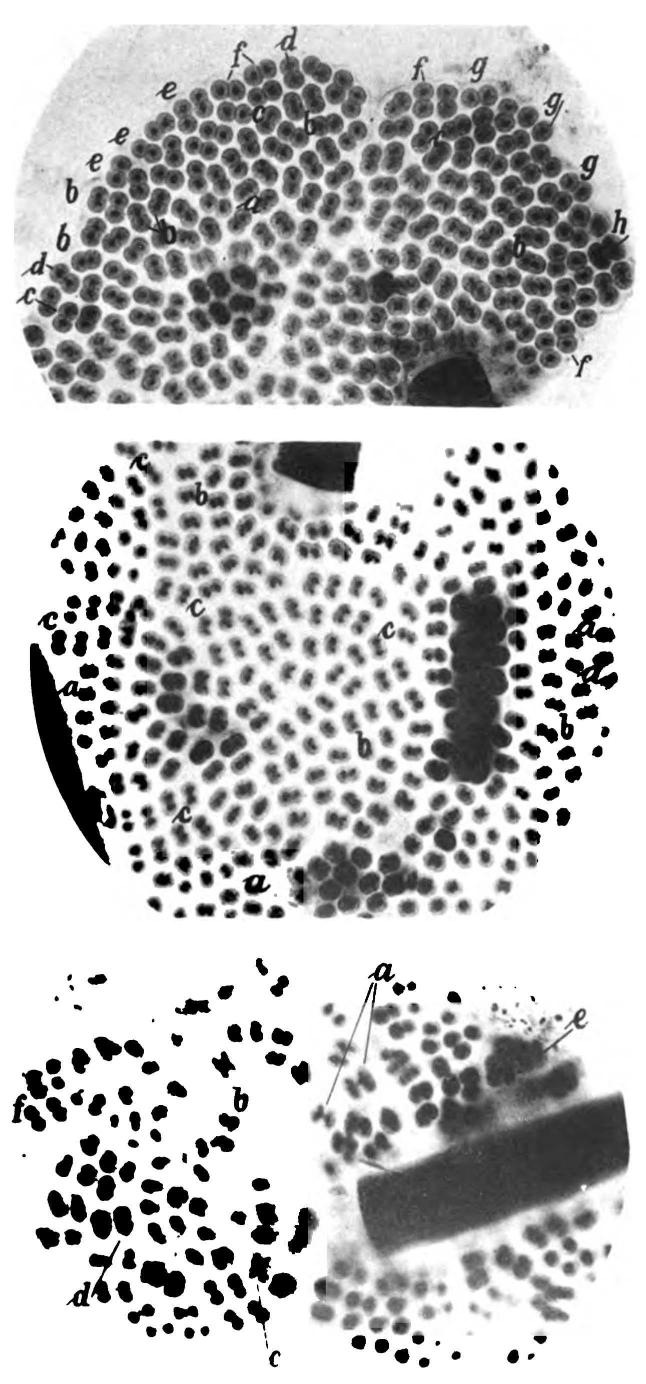

d
a
b
c
a b
e
d
c
f
c
b
a
f
d
e
g f c
a e
b
d

Jahrb. f. w. Botanik. Bd. XXXVI Taf. VI



Hegler photogr.


15
16
17



Hegler photogr.

Bot. Lab.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig | Professor an der Universität Bonn

Sechsunddreissigster Band. Drittes Heft

Mit 9 Tafeln und 9 Textfiguren

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1901

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 46, Schönebergerstrasse 17a.**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1 u. 2, Band XXXVI.

Lösungsconcentration und Turgorregulation bei den Schimmelpilzen.

Von

Ottomar Heinsius von Mayenburg.

Einleitung.

Wohl bei keiner Gruppe von Organismen des Pflanzenreichs ist die Fähigkeit der Accommodation an verschiedene Concentrationen des Substrats in so hohem Maasse ausgeprägt wie bei manchen Schimmelpilzen und Bakterien. Von dieser Thatsache belehrt uns das natürliche Vorkommen derselben ganz allgemein. Wasser, welches neben Spuren der nöthigen Nährsalze 0,05 % Zucker enthält, bietet ihnen ein für ihre Entwickelung geeignetes Substrat, andererseits aber bleiben, wie alltägliche Erfahrungen lehren, auch hoch concentrirte Fruchtsäfte und Salzlösungen vor der Infection dieser niederen Organismen nicht bewahrt.

Aber nicht nur heterotrophe Pflanzen, auch einige grüne niedere Algen beleben hohe Concentrationen und der grüne Bodensatz, welcher sich zuweilen in den Standgefässen der Laboratorien in hoch concentrirten Salpeterlösungen nach längerem Stehen bemerkbar macht, erweist sich bei näherer Untersuchung aus pflanzlichen Zellen bestehend, meist der Species *Pleurococcus* angehörig. Das Vorkommen anderer niederer Organismen z. B. *Chlamydomonas Duvalii* in den Salzmorästen des Mittelmeeres und einer Diatomeen-Gattung in Salinenwasser, welches durch Verdunstung von 9,4 % auf 23 % (17,8 % NaCl) concentrirt war[1]), überzeugt uns von dem weiten Spielraum des Anpassungsvermögens. Geringere Schwankungen der Concentration, wie sie zwischen Süsswasser, Brack- und Meerwasser auftreten, vertragen gewisse Algen, die in

1) Stange, Beziehungen zwischen Substratconcentration, Turgor und Wachsthum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Botan. Ztg. 1892, p. 256.

diesen Medien hier wie da gedeihen. Auch thierische Organismen aus dem Reiche der Protisten beweisen durch ihr Vorkommen, dass sie sich diesen Schwankungen vom Minimum bis 3% Salzgehalt zu accommodiren vermögen[1]).

Die wenigen Beispiele aus der Natur mögen genügen, um die specifischen Befähigungen verschiedener Organismen nach dieser Richtung hin zu kennzeichnen. Dass diese Erfahrungen dem Pflanzenphysiologen ein geeignetes Feld boten, die Accommodationsfähigkeit einzelner Pflanzen an der Hand rationeller Kulturmethoden näher zu studiren, kann nicht verwundern. So gelang es für verschiedene nichtgrüne und grüne Pflanzen, die Grenzwerthe der Anpassungsfähigkeit dadurch festzustellen, dass man der Kulturflüssigkeit verschiedene an und für sich unschädliche Stoffe zwecks Concentrirung zufügte.

Durch solche Versuche ergab sich denn auch in Analogie mit dem natürlichen Vorkommen, dass manche Schimmelpilze z. B. *Penicillium*, *Aspergillus*, *Botrytis* sowie gewisse Bakterien noch in Lösungen wachsen, deren osmotischer Werth 20% KNO_3 (17% NaCl) beträgt[2]). Zum Unterschied von diesen niederen heterotrophen Pflanzen sind die Phanerogamen im allgemeinen weit weniger accommodationsfähig. Viele vermögen nur kümmerlich oder gar nicht mehr zu gedeihen, wenn die osmotische Leistung der Kulturflüssigkeit durch Zusatz von NaCl oder KNO_3 so gesteigert wird, dass sie mit 2% KNO_3 (1,7% NaCl) isosmotisch ist. Nur wenige so z. B. Halophyten, vertragen 3% NaCl oder etwas mehr[3]).

Es bedarf kaum besonderen Hinweises, dass diese grossen Verschiedenheiten des Aussenmediums, wie sie besonders für Schimmelpilze beim Wachsen auf äusserst verdünnten und hoch concentrirten Lösungen in Frage kommen, nicht ohne Einfluss auf die innere Beschaffenheit der Zelle bleiben können, dass überhaupt mit dem Wachsthum auf verschiedenen Concentrationen entsprechende Turgorregulationen Hand in Hand gehen müssen. Diese Nothwendigkeit ergiebt sich schon aus dem allgemein-physiologischen Gesetz, dass nur turgescente Zellen wachsthumsfähig sind.

Bekanntlich ist das Wachsthum lebender Zellen, wenn sie aus

1) Gruber, Biolog. Studien an Protozoen, 1888.

2) Eschenhagen, Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen, Leipzig 1889. — A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, p. 151 (für Bakterien).

3) Stange, l. c., p. 377.

einer niederen in eine höhere Concentration übertragen werden, so lange sistirt, bis die anfangs eingetretene Plasmolyse wieder zurückgeht, d. h. bis es dem Organismus gelungen ist, seine Turgorkraft zu erhöhen. Voraussetzung für diese Accommodation ist allerdings der Umstand, dass der Concentrationssprung nicht zu gross ist. In analoger Weise wird eine allmähliche Verdünnung des Substrates vom Organismus ohne Schaden vertragen, wenn es ihm gelingt, seine Turgorkraft in entsprechendem Maasse herabzusetzen. Auch hier kann ein zu grosser Concentrationssprung das Leben der Zelle gefährden, indem bei plötzlicher Verdünnung die normale Zelle, dem hohen osmotischen Innendruck nicht widerstehend, eventuell zerplatzt[1]).

Mit diesen Betrachtungen soll nur kurz dargelegt sein, dass die Anpassungen pflanzlicher Zellen an Lösungen verschiedener Concentration mit den Turgorregulationen in enger Beziehung stehen. Ueber diesbezügliches Verhalten bei Schimmelpilzen gaben zuerst die Untersuchungen Eschenhagen's „Ueber den Einfluss verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen". Leipziger Dissertation 1889, ein anschauliches Bild. Da sich vorliegende Arbeit eng an die genannte anschliesst und eine Kenntniss derselben voraussetzt, seien deren Hauptresultate in kurzen Worten hier angeführt:

An der Hand zahlreicher Versuche ist darin der Nachweis geführt, dass Schimmelpilze in hohem Maasse befähigt sind, sich hinsichtlich ihres Wachsthums an hoch concentrirte Lösungen zu accommodiren und auf diesen, je nach der Höhe der Concentration, mehr oder weniger üppige Pilzdecken zu entwickeln. Die Grenzwerthe für *Aspergillus*, welcher sich zur Bestimmung der plasmolytischen Werthe am besten eignete, ergaben für die verschiedenen zur Anwendung gelangten organischen und anorganischen Stoffe folgende Zahlen: Für Traubenzucker 55 Gew.-Proc. = isosmotisch mit 18% $NaNO_3$, für Glycerin 43% (23,5% $NaNO_3$), für Natriumnitrat 21%, für Chlornatrium 17% (27% $NaNO_3$), für Chlorcalcium 21% (18% $NaNO_3$), für Na_2SO_4 19% (15,2% $NaNO_3$).

Dieser hohe Grad des Anpassungsvermögens des Pilzes setzt aber voraus, dass die osmotische Leistung innerhalb der Zelle gesteigert wird. Aus einer grossen Anzahl plasmolytischer Versuche

1) True, Annal. of Botan. 1895, Bd. 9, p. 369; Eschenhagen, l. c., p. 35; Stange, l. c., p. 382.

ergab sich denn auch, dass der Turgor mit der Concentration des Nährsubstrates wesentlich zunimmt. Allerdings stieg das Maass der absoluten osmotischen Leistung um so langsamer, je näher es dem Maximum der Concentration kam, das noch sichtbares Wachsthum gestattete.

Es war nun die Hauptaufgabe der sich hier anschliessenden Studien zu ermitteln, auf welche Weise die Schimmelpilze ihren Turgor reguliren, wenn sie auf hohen Concentrationen verschiedener Stoffe wachsen.

Nach den bisherigen Erfahrungen kann dies in zweierlei Weise geschehen:

Einmal durch Eindringen der umgebenden Stoffe. Andererseits durch Production osmotisch wirksamer Substanzen[1]).

Die Zunahme osmotischer Substanz durch einfache Aufnahme der umgebenden Stoffe ist im Pflanzenreiche nicht selten, obschon im einzelnen grosse Verschiedenheiten auftreten. Neben dem individuellen Verhalten kommen aber auch die specifischen Eigenschaften der Stoffe in Betracht, so dass nur von Fall zu Fall entschieden werden kann, wie sich der Organismus bei Darbietung verschiedener gelöster Stoffe im einzelnen verhält. So ist z. B. Glycerin ein Stoff, der von allen Pflanzen ziemlich schnell aufgenommen zu werden scheint, doch ergeben sich auch hier graduelle Abstufungen und die Blattschuppen von *Begonia manicata* erwiesen sich z. B. schwer permeabel[2]).

Besonders sind bei Bakterien die aufgenommenen Aussenstoffe an der Zunahme osmotischer Substanz wesentlich betheiligt. Anders jedoch bei Schimmelpilzen, die auf hohen Concentrationen gedeihen. Bei diesen vermochte schon Eschenhagen[3]) für concrete Fälle nachzuweisen, dass die Turgorregulation nicht durch Aufnahme vermittelt, dass vielmehr der andere Weg vom Organismus eingeschlagen wird, nämlich die Zunahme osmotisch wirksamer Substanz durch Stoffwechselthätigkeit mit Hilfe der im Substrat enthaltenen Nährstoffe.

Auf diese Weise wird im allgemeinen der Turgor beim Wachsen regulirt. Wenn z. B. dieselbe Turgorhöhe bei schnellem und langsamem Wachsen sich erhält, so ist damit gesagt, dass jedwelche

1) Pfeffer, Physiologie 1897, Bd. I, p. 121 u. 415.

2) Pfeffer, Physiologie 1897, Bd. I, p. 84.

3) Eschenhagen, l. c., p. 51.

Abweichung eine entsprechende Beschleunigung oder Verlangsamung in der Production osmotisch wirkender Stoffe veranlasst. Ebenso erklärt sich, dass der Turgor mit gänzlicher Wachsthumshemmung nicht oder bis zu einem gewissen Grenzwerth ansteigt. Mit dem Hemmniss ist, wie bei höheren Pflanzen, durch gewisse Widerstände, auch bei Pilzen durch die Concentration der Anstoss für die Bildung osmotischer Substanz gegeben. Aber auch hier wird mit einer gewissen Höhe der Concentration der Grenzwerth der Production erreicht. Der äussere Widerstand, hier die Concentration, wirkt nur als auslösender Reiz für die Druckentwickelung[1]).

Gleichviel, ob der osmotische Druck in der einen oder anderen Weise erzielt wird, thatsächlich können ihn verschiedene Stoffe bedingen und so soll es nun die nächste Aufgabe sein, die auf hohen Concentrationen wachsenden Schimmelpilze nach den beiden oben genannten Gesichtspunkten zu prüfen und klar zu legen, ob erstens ein Ausgleich zwischen Aussenmedium und Zellinnern bei Benutzung verschiedener Stoffe stattfindet. Zweitens, welche Stoffe gebildet werden, wenn keine Aufnahme von aussen in Frage kommt.

Es sei schon hier hervorgehoben, dass es sich um ansehnliche Turgorwerthe handelt und dementsprechend die gebildeten Stoffe selbst bei niedrigem Moleculargewicht in erheblichen Quantitäten vorhanden sein müssen. Wenn in der Kulturflüssigkeit 16 % $NaNO_3$ gelöst enthalten sind, so müssten, abgesehen von dem normalen Ueberdruck, zum Ausgleich der Wirkung des Aussenstoffs allein, im Zellsaft des Schimmelpilzes beispielsweise 50 % Dextrose oder ca. 30 % äpfelsaures Kalium gelöst sein.

Für die vorliegenden Untersuchungen diente nur *Aspergillus niger* als Versuchspflanze. Zur Kultur wurden Flüssigkeiten benutzt, deren osmotische Leistung durch Zusatz anorganischer und organischer Stoffe so gesteigert war, dass sie der Wirkung einer Lösung von 15—16 Gew.-Proc. $NaNO_3$ gleich kamen. Hierzu wurden verwendet: $NaCl$ 11 %, $NaNO_3$ 16 %, Na_2SO_4 19 %, Dextrose 50 %, Glycerin 27 %.

Zur vorläufigen Orientirung seien hier kurz die Ergebnisse der Studien angeführt:

Mit Ausnahme von Glycerin konnte in keinem Falle eine Ansammlung der Aussenstoffe im Zellinnern constatirt werden. Jeden-

---

1) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893, p. 428 und 333. — Pfeffer, Physiologie 1897, Bd. I, p. 518.

falls waren die gefundenen Mengen reducirender Kohlenhydrate und H_2SO_4 viel zu gering, um einen diosmotischen Ausgleich zwischen Aussenmedium und Zellinnern erklären zu können. Die analytischen Befunde lassen demnach keinen Zweifel darüber, dass die Zunahme osmotischer Substanz durch Ansammlung von Stoffwechselproducten hervorgerufen ist, deren Entstehung mit Hilfe der Nährlösung erreicht wird.

Bei der Beurtheilung nach der Qualität der hier osmotisch wirkenden Stoffwechselproducte wurde der analytische Weg durch Gruppenausscheidung eingeschlagen. Darnach sind organische Säuren, deren Salze und Ester, ferner Stickstoffverbindungen der Hauptsache nach ausgeschlossen, dasselbe gilt von Glykosen und spaltbaren Saccharosen, die nur in geringem Grade an der Turgorsteigerung betheiligt sind. Von Einzelstoffen sind ferner Glycerin und Mannit am Turgor nicht betheiligt. Gewisse Beobachtungen deuten darauf hin, dass vielleicht intermediäre Oxydationsproducte der Dextrose leicht zersetzlicher Art im Spiele sind.

Wenn somit der hauptsächlich wirksame osmotische Stoff nicht näher präcisirt werden konnte, so ist doch der ersten Aufgabe, nämlich der Einengung der Frage, wie sie für alle Studien das nächste Ziel sein muss, Genüge gethan.

Nach diesen, für eine allgemeine Orientirung nöthigen, einleitenden Worten sei an die experimentellen Behandlungen der einzelnen Fragen geschritten.

Specieller Theil.

Methode.

Zur Erlangung gleichartiger Pilzdecken musste auf Einhaltung gleicher Kulturbedingungen, Material, Gefässe, Nährsalze, Temperatur Werth gelegt werden.

Als Kulturgefässe dienten Literkolben mit flachem Boden. Sie boten einerseits hinreichend Fläche für die Entwickelung grösserer Pilzdecken, zum andern waren sie sehr gut geeignet, wenn es sich darum handelte, die Pilzdecken in dem gleichen Gefässe mit isotonischen Lösungen abzuspülen. Für andere Zwecke, wo es darauf ankam, die Pilzrasen in toto abzuheben, ohne auf die anhängende Kulturflüssigkeit Rücksicht nehmen zu müssen,

erschien die Verwendung geräumiger Krystallisirschalen mit tief übergreifendem Deckel vortheilhaft.

Als Ausgangsmaterial für die Untersuchungen diente *Aspergillus niger*, der nach den Versuchen Eschenhagen's auf concentrirten Lösungen recht gut gedeiht. Besonderes Gewicht war auf möglichst einfache Zusammensetzung der nöthigen Nährsalze zu legen, um die Stoffwechselproducte soweit als möglich überschauen zu können. Als Kohlenstoffquelle diente in allen Fällen Dextrose, als Stickstoffquelle das leicht assimilirbare Ammonnitrat, daneben die übrigen Salze, sodass die allgemeine Zusammensetzung folgende war: Dextrose 3 %, NH_4NO_3 0,4 %, KH_2PO_4 0,2 %, $MgSO_4 + 7 H_2O$ 0,02 %. Calcium als bekanntlich für die meisten Pilze unnöthiges Element durfte weggelassen werden, zumal es die Bestimmung der osmotisch wirksamen Stoffe nur erschweren konnte. Spuren von Eisen erwiesen sich als wachsthumsbeschleunigend, speciell bei Benutzung anorganischer Salze zur Concentrirung der Nährlösung.

Für beiderlei Kulturgefässe reichten 200 g des Nährmediums aus, eine Quantität, die auch dem Volumen der Gefässe entsprach. Um alle störenden Factoren auszuschliessen, kamen naturgemäss nur Reinkulturen zur Verarbeitung. Zu diesem Zwecke wurden die beschickten Kolben und Schalen 30 Minuten im Dampfsterilisator bei 100° sterilisirt und dieses Verfahren nach 20stündiger Pause wiederholt. Die Lösungen wurden hierauf mit Sporen des Pilzes geimpft und zwar geschah dies für spätere Fälle von Pilzdecken ausgehend, die bereits auf hochconcentrirten Lösungen gewachsen waren. Die Accommodationsfähigkeit bringt es mit sich, dass diese auf gleichartigem Substrat schneller zur Keimung gelangen, als solche von normalen Pilzdecken. Soweit es sich um Kulturschalen handelte, wurden sie übereinander gestellt und mit Glasglocken bedeckt. Dieselben gestatteten den Zutritt der Luft durch eine Oeffnung, die mit einem losen Wattepfropfen versehen war. Die Kulturen befanden sich, entsprechend dem Wachsthumsoptimum für *Aspergillus*, im Wärmezimmer des Instituts bei 28—30°. Die Lichtverhältnisse, die nach Wehmer ohne Einfluss auf das Wachsthum des Pilzes sind[1]), blieben unberücksichtigt.

Da bei Anwendung des Concentrationsmaximums die Pilzernte relativ gering ausfallen würde, kamen Concentrationen zur Be-

---

1) Wehmer, Entstehung und physiolog. Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze, Botan. Ztg. 1891, p. 21.

nutzung, die mit 15—16 Gew.-Proc. $NaNO_3$ isosmotisch sind. Zur Concentrirung dienten sowohl organische als auch anorganische Stoffe und zwar in folgender Zusammensetzung:

I. Normale Kulturflüssigkeit:

Dextrose 3%, NH_4NO_3 0,4%, KH_2PO_4 0,2%, $MgSO_4 + 7 H_2O$, 0,02%, Fe_2Cl_6 = Spuren.

II. Concentrirte Kulturflüssigkeiten:

Dextrose	50%[1]),	sonst wie normal.
Glycerin	27 „	„ „ „
Na_2SO_4	19 „ [2]),	„ „ „
NaCl	11 „	„ „ „
$NaNO_3$	16 „	„ „ „

Um weitläufige Umschreibungen in der Benennung gewöhnlicher Pilzdecken und solcher, die auf concentrirten Lösungen gewachsen sind, zu vermeiden, sollen im Laufe der Betrachtungen die ersteren als „normale“, die letzteren als „anormale“ Pilzdecken bezeichnet werden. Irrthümlichen Auffassungen jedoch zu begegnen, sei hervorgehoben, dass es sich in Wirklichkeit nicht um anormale Entwickelung handelt, sondern dass diese Benennung auf das Substrat Bezug hat, auf dem diese Pilzdecken gewachsen sind.

Während normale Kulturlösungen bereits innerhalb acht Tagen verarbeitbare Pilzernten liefern, bedurfte es dazu auf concentrirtem Substrat 15—30 Tage.

Die Lösungen wurden sämmtlich in Gewichtsprocenten hergestellt.

Plasmolytische Versuche.

Bevor an die Hauptaufgabe, den analytischen Theil der Untersuchungen herangetreten wird, ist es nicht ohne Belang, die Permeabilität des Protoplasten von *Aspergillus niger* für die oben angeführten organischen und anorganischen Stoffe an der Hand

1) Auf die Brauchbarkeit von Dextrose ist besonderes Gewicht zu legen. Es gelang beispielsweise nicht mit Dextrose chem. pur „Merck“ Pilzdecken von hinreichenden Dimensionen zu erzielen, während das Kahlbaum'sche Product innerhalb drei Wochen Pilzdecken von 20—30 g Frischgewicht lieferte.

2) 19% wasserfreies Salz entsprechen 43% $Na_2SO_4 + 10 H_2O$, gleichzeitig das Concentrationsmaximum der Löslichkeit bei 20°.

plasmolytischer Methoden zu prüfen. Es geschieht dies einmal, um eine Gewähr zu haben, dass die isotonischen Abspülungen mit Lösungen genannter Stoffe längere Zeit unbeschadet fortgesetzt werden können, andererseits, um von vornherein den Factor einer eventuellen diosmotischen Aufnahme auch nach dieser Methode gekennzeichnet zu haben.

Bekanntlich entscheidet über Aufnahme und Durchlässigkeit eines Stoffes das Hyaloplasmahäutchen, welches je nach den Bedingungen seine Eigenschaften in geeigneter Weise modificiren und demgemäss zeitweilig einen Stoff in das Zellinnere gelangen lassen oder zurückhalten kann[1]). Im allgemeinen kommt die Qualität des plasmolysirenden Stoffes in Betracht, der obschon in den Protoplast gelangend, nicht unbedingt als solcher im Zellsaft gefunden werden muss, vielmehr daselbst eine Metamorphose erfahren haben kann. Mit Rücksicht darauf können also erst die analytischen Befunde näheren Aufschluss über unveränderte Durchwanderung geben. Immerhin bietet der Rückgang der Plasmolyse, wenn er sich innerhalb einer gewissen Zeitdauer vollzieht, einen Anhalt dafür, dass der fragliche, plasmolysirende Stoff in das Zellinnere gelangt ist.

Als Objecte dienten submerse jugendliche Hyphenflocken einer normalen Pilzdecke. Die zarten Hyphenzellen wurden durchschnittlich mit einer 12% Natronsalpeterlösung sichtbar plasmolysirt; für die Beobachtung auf Rückgang der Plasmolyse eigneten sich am besten die Protoplasmaschläuche, welche sich an den Septen mittlerer Zellen gleichmässig abgehoben hatten. Als plasmolysirende Stoffe kamen die obengenannten und das für isotonische Abspülungen oft verwendete Ammoniumchlorid zur Anwendung und zwar in Lösungen, die einer 14%-KNO_3-Solution etwa isosmotisch sind:

$NaNO_3$	12%,	Eintritt	der	Plasmolyse	9 h. 30,	unverändert	5 h. 30,
$NaCl$	8%,	„	„	„	9 h. 20,	„	5 h. 20,
Na_2SO_4	15%,	„	„	„	9 h. 25,	„	5 h. 25,
NH_4Cl	7%,	„	„	„	9 h. 20,	„	5 h. 20,
$C_6H_{12}O_6$	37%,	„	„	„	9 h. 30,	„	5 h. 30,
$C_3H_8O_3$	19%,	„	„	„	10 h. 15,	Ausgleich	11 h. 10,

Mit alleiniger Ausnahme von Glycerin, eines Stoffes, der bekanntlich in alle Protoplaste relativ schnell einzudringen pflegt, erweist sich das Pilzprotoplasma von *Aspergillus niger* für die

1) Pfeffer, Physiologie, 1897, Bd. 1, p. 76.

übrigen Stoffe impermeabel, wenigstens für die achtstündige Dauer der Beobachtung. Aber auch dem leicht diosmirenden Glycerin setzt der Pilzprotoplast im ganzen grösseren Widerstand entgegen, als dies bei vielen höheren Pflanzen und den Bakterien der Fall ist. Jedenfalls darf es als ein Charakteristicum des Pilzprotoplasma bezeichnet werden, dass es für die genannten Stoffe weit weniger permeabel erscheint, als man im voraus annehmen sollte.

Im übrigen ist es hier nicht beabsichtigt, kritische Studien über Permeabilität der verschiedenen Protoplaste anzustellen, dazu bedarf es eingehender und zahlreicher Versuche. Für die Fragestellung genügt der Hinweis, dass mit Ausnahme von Glycerin die genannten Stoffe für isotonische Abspülungen der Pilzrasen verwendet werden können.

Sind an der Zunahme osmotischer Leistung in der Zelle die concentrirten Aussenstoffe wesentlich betheiligt?

Diese Frage kann bereits mit Hilfe qualitativer Analysen der Pilzdecken ihre Beantwortung finden. Es leuchtet ein, dass unter der Annahme eines diosmotischen Ausgleichs zwischen Aussenstoff und Zellinnern erhebliche Mengen des Stoffes in den Pilzdecken enthalten sein müssten. Zur Darlegung dessen sei ein Beispiel aus einer der später angeführten Tabellen herangezogen: 4 g Frischsubstanz einer auf 19% Na_2SO_4 gewachsenen Pilzdecke enthielt 2,458 g Wasser; in diesem müssten gelöst sein 19%, also 0,467 g Na_2SO_4 oder 0,322 g H_2SO_4. Mit Chlorbaryum würde also ein Niederschlag von 0,76 g $BaSO_4$ entstehen. Dieses Beispiel mag vergegenwärtigen, dass auch bei Pilzdecken, die auf NaCl, $NaNO_3$, Dextrose und Glycerin gewachsen sind, die Stoffe mit Rücksicht auf die grossen Quantitäten, welche in Betracht kämen, leicht nachzuweisen wären.

Wenn nun für concrete Fälle von Eschenhagen diesbezügliche Versuche an der Hand qualitativer Prüfungen bereits angestellt wurden, nämlich für Na_2SO_4- und Dextrosekulturen, so ist es doch für den Gang der späteren Untersuchungen von Wichtigkeit, auch für die übrigen Stoffe den Factor einer Aufnahme gekennzeichnet zu haben. Es soll also die nächste Aufgabe sein, die verschiedenen Pilzdecken nach dieser Richtung zu prüfen und im gegebenen Falle auch die Quantität des aufgenommenen Stoffes festzustellen.

Zu diesem Zwecke wurden die Pilzdecken, welche innerhalb 14 Tagen bereits eine ansehnliche Dicke erreicht hatten, von den anhängenden Substanzen durch Abgiessen und wiederholtes Abspülen mit isotonischen Lösungen geeigneter Stoffe befreit. Dies geschah in der Weise, dass Portionen von etwa 200 ccm der isosmotischen Solution in den Kulturkolben gegeben und die Pilzdecken einige Zeit damit geschwenkt wurden. Nach dem völligen Ablaufenlassen der Lösung wurde diese Procedur wiederholt und zwar so oft, bis eine Prüfung auf Vorhandensein des Aussenstoffes keine Reaction mehr erkennen liess. Dazu waren insgesammt gewöhnlich 1—2 Liter der isotonischen Lösung völlig ausreichend.

Die Pilzdecken mussten nun, wenn es sich um quantitative Bestimmungen handelte, von dem zum Abwaschen benutzten Stoff thunlichst befreit werden; dies geschah durch sanftes Abdrücken zwischen einer dicken Schicht Filtrirpapier, und zwar so lange, bis alle äussere Feuchtigkeit aufgesogen war. Beiläufig mag hier erwähnt sein, dass eine gänzliche Beseitigung der isotonischen Lösung schlechterdings nicht zu erreichen ist, weil gewisse Mengen zwischen dem dichten Hyphengewebe capillar festgehalten werden. Da es sich aber für diese und auch für die späteren Untersuchungen immer nur um annähernde Werthe handelt, so dürfte dieser Umstand, abgesehen von den späteren Aschenbestimmungen, unberücksichtigt bleiben.

Die Pilzsubstanz wurde nun im Mörser mit etwas destillirtem Wasser zerrieben, der feine Schlamm in eine geräumige Porzellanschale gespült und mit ca. 100 ccm dest. Wasser auf dem Dampfbade eine Stunde lang erwärmt. Um den störenden schwarzbraunen Farbstoff der Sporen auszufällen, genügte der Zusatz eines Tropfens einer stärkeren Säure, deren Qualität die Reaction auf den fraglichen Stoff nicht beeinträchtigen durfte. Für quantitative Analysen musste naturgemäss auf genügendes Auslaugen der Pilzdecken Werth gelegt werden. Dies wurde dadurch erreicht, dass die ganze Masse, auf ein Filter übertragen, solange mit heissem dest. Wasser nachgespült wurde, bis eine Probe beim Verdunsten keinen Rückstand mehr hinterliess.

Es ergaben sich für die, auf concentrirten Lösungen verschiedener Stoffe gewachsenen Pilzdecken folgende Resultate:

11% Chlornatrium-Pilzdecken.

Die Decken wurden mit isotonischer Natriumnitratlösung so lange abgespült, bis mit $AgNO_3$ keine Trübung mehr erfolgte.

Das Auslaugen geschah mit salpetersäurehaltigem Wasser. Der Auszug mit $AgNO_3$ versetzt, wurde zwar getrübt, aber nur in einem Grade, der grösseren Mengen von Chlor nicht entsprach.

Eine Pilzdecke von 4 g Frischgewicht ergab nur einen NaCl-Gehalt von 0,004 g. Zur Demonstrirung dessen, wieviel NaCl im Zellsaft gelöst sein müsste, wenn dieses aus dem Aussenmedium bis zum Gleichgewicht aufgenommen wäre, berechnet sich aus dem Wassergehalt der Decke, nämlich 2,677 g, ein Gehalt von 11 %, also 0,294 g NaCl oder 7 % vom Frischgewicht des Pilzes.

16 % Natriumnitrat-Pilzdecken.

Die Pilzrasen wurden mit isotonischer Chlornatriumsolution so lange abgespült, bis mit Diphenylaminschwefelsäure keine Blaufärbung mehr erfolgte.

Der wässerige Auszug der hier sporenfreien Pilzdecken wurde in folgender Weise auf HNO_3 geprüft. 2 ccm einer 2proc. Diphenylaminschwefelsäure wurden in ein kleines reines Schälchen gegeben und in dasselbe etwa 1/2 ccm der zu prüfenden Lösung tropfenweise zufliessen gelassen, ohne umzurühren. Bei Gegenwart von $NaNO_3$ in grösseren Mengen mussten sich an den Berührungsstellen der beiden Lösungen sofort intensiv blaue Streifen bilden, ein Verhalten, das sich selbst nach einiger Zeit nur schwach bemerkbar machte. Beim Umrühren trat eine schwache Färbung ein, die aber damit nur Spuren von HNO_3 verrieth. Auf quantitative Bestimmungen wurde deshalb verzichtet.

19 % Natriumsulfat-Pilzdecken.

Für isotonische Abspülungen der Pilzrasen diente Chlornatriumsolution. Zum Extrahiren wurde salzsäurehaltiges Wasser benutzt. Die qualitativen Untersuchungen mit $BaCl_2$ ergaben in allen Fällen das Vorhandensein von H_2SO_4, jedenfalls war aber der Niederschlag von $BaSO_4$ bei weitem nicht so gross, wie er hätte auftreten müssen, wenn Na_2SO_4 bis zum osmotischen Gleichgewicht in das Zellinnere gelangt wäre.

In 3,75 g Frischsubstanz befanden sich 0,022 g H_2SO_4 oder 0,032 g Na_2SO_4, während bei Aufnahme bis zum Gleichgewicht in der Pilzdecke 0,457 g Na_2SO_4 also 12 % vom Frischgewicht enthalten sein müsste. Die später angeführten Aschenbestimmungen bestätigen übrigens die ganz unwesentliche Aufnahme von Na_2SO_4.

50% Dextrose-Pilzdecken.

Auf sorgfältiges Abspülen mit isotonischer Lösung musste hier besonders Werth gelegt werden, weil, wie leicht erklärlich, die syrupöse Lösung des Aussenstoffs sowohl capillar zwischen dem dichten Hyphengewebe, als auch in den Zellwänden imbibirt festgehalten wird. Da ich mich von der Impermeabilität des Protoplasten für Dextrose einerseits, $NaCl$ und $NaNO_3$ andererseits durch die plasmolytischen und analytischen Versuche überzeugt hatte, konnte die Abspülung mit isotonischer $NaCl$- oder $NaNO_3$-Lösung selbst stundenlang fortgesetzt werden. Das Extrahiren der Pilzdecken geschah theils auf heissem Wege mit und ohne salzsäurehaltigem Wasser, theils auf kaltem Wege durch Zerreiben der Pilzdecken im Mörser mit Hilfe reinen Sandes, Abpressen und Filtriren des Saftes. In allen Fällen trat keine Reaction mit Fehling'scher Lösung ein. Erst bei Verarbeitung grösserer Pilzdecken, Ausziehen derselben mit salzsäurehaltigem Wasser und Eindunsten des Filtrates erfolgte mit dem eingeengten wässerigen Auszug eine Reduction der Kupferlösung, aber auch hier nur in einem Grade, der die Gegenwart grösserer Mengen von Glykosen nicht vermuthen liess.

Zur Bestätigung dessen war es auch hier angezeigt, quantitative Bestimmungen des direct reducirenden Zuckers vorzunehmen. Zur Verarbeitung gelangte eine sorgfältig mit isotonischer $NaCl$-Solution abgewaschene Pilzdecke von 15,3 g Frischgewicht. Der darin enthaltene direct reducirende Zucker, welcher auf titrimetrischem Wege bestimmt wurde, berechnete sich auf ein Gewicht von 0,365 g also nur 2,4% vom Frischgewicht. Nach annähernder Berechnung aus dem Wassergehalt musste aber mehr als die 10fache Menge an Dextrose im Zellsaft gelöst sein, wenn diese aus dem Substrat bis zum osmotischen Gleichgewicht in das Zellinnere gelangt wäre. Uebrigens bleibt noch zu entscheiden, welche direct reducirende Zuckerart hier vorliegen mag. Wie dem auch sei, jedenfalls ist die Menge der fraglichen Glykose so gering, dass ihr nur eine äusserst geringe Antheilnahme an der osmotischen Leistung in der Zelle zukommt.

27% Glycerin-Pilzdecken.

Schon bei Gelegenheit der plasmolytischen Versuche konnte für diesen Stoff ein relativ schneller Ausgleich der Plasmolyse

beobachtet werden. Es ist also für diesen concreten Fall schon von vornherein der Factor einer Aufnahme bis zum osmotischen Gleichgewicht wohl zu berücksichtigen. Unter der Annahme, dass, wenn Glycerin in die Pilzzelle leicht diosmirt, es umgekehrt auch schnell exosmirt, musste ein längeres Abspülen mit isotonischer Salzlösung vermieden werden.

Die qualitative Prüfung der Pilzdecken ergab denn auch die Anwesenheit grösserer Mengen von Glycerin im Wasserauszug. Zur Identificirung desselben wurde das Filtrat soweit als möglich eingedunstet, der syrupförmige Rückstand mit Aetheralkohol aufgenommen, filtrirt, eingedunstet und der Rückstand mit gepulvertem saurem Kaliumsulfat erhitzt, der auftretende Acroleïngeruch charakterisirte die Gegenwart von Glycerin.

Wenn mit einer quantitativen Analyse aus den obigen Gründen kein sicherer Anhalt gewonnen werden kann, wieviel Glycerin im Zellsaft in Wirklichkeit enthalten ist, so soll der Vollständigkeit wegen eine Bestimmung hier angegeben sein. Aus 43 g Pilzfrischsubstanz konnte aus dem wässerigen Extract mittels Aetheralkohol 5,1 g Glycerin isolirt werden, eine Quantität, die allerdings für diosmotischen Ausgleich zwischen Zellinnern und Aussenmedium annähernd ausreichen würde.

Zum Unterschied von den übrigen Pilzkulturen darf also in diesem Falle die Aufnahme des Aussenstoffes als Thatsache betrachtet werden.

Ziehen wir aus den Resultaten der vorangehenden Analysen den Schluss, so ergiebt sich, dass in keinem Falle (mit Ausnahme des letzteren für Glycerin) die Zunahme osmotischer Substanz durch Aufnahme des concentrirten Aussenstoffes bedingt wird, dass demnach der Organismus die nothwendige Drucksteigerung in der Zelle in anderer Weise bewerkstelligen muss.

Die Zunahme osmotischer Leistung durch Aenderung im Stoffwechsel.

Die Ergebnisse der vorangehenden Untersuchungen müssen das Augenmerk direct auf den in der Einleitung angegebenen zweiten Factor richten, nämlich auf die Zunahme osmotisch wirksamer Substanz durch Anhäufung von Stoffwechselproducten.

Es leuchtet ein, dass die Wirkung der Aussenflüssigkeit, d. h. die osmotische Leistung des concentrirten Substrates durch ent-

sprechende Ansammlung von Producten in der Zelle äquilibrirt werden muss. Es ist dies eine zwingende physikalische Nothwendigkeit für das Wachsthum des Organismus, so fand auch, wie die Versuche Eschenhagen's lehren, beim Uebertragen der Pilzhyphen von einer niederen Concentration in eine höhere erst dann ein Weiterwachsen statt, wenn der Organismus durch geeignete Mittel seine osmotische Leistung gesteigert hatte.

Mit Rücksicht auf die hohen plasmolytischen Werthe ergiebt sich schon aus einfachen Berechnungen, dass die producirten osmotischen Stoffe selbst bei niedrigem Moleculargewicht in grösseren Mengen im Zellsaft gelöst sein müssen. Zur Erläuterung dessen diene folgendes Beispiel: Die osmotische Leistung in Pilzzellen, die auf 19% Na_2SO_4 wachsen, muss in Gew.-Proc. $NaNO_3$ eine Höhe von $15{,}2 + 7 = 22{,}2$% $NaNO_3$ erreichen, wobei 15,2% $NaNO_3$ der osmotischen Wirkung der Concentration des Aussenstoffes und 7% $NaNO_3$ dem Normalturgor der Zelle entspricht. Dieser Druck von 22,2% $NaNO_3$, der sicher real in der Zelle vorhanden ist (von den Plasmolysenwerthen, die von Eschenhagen wesentlich höher ermittelt wurden, vorläufig abstrahirt), wird äquilibrirt durch eine 69%-Dextroselösung, oder eine Lösung von 40% äpfelsaurem Kalium. Der Zellsaft müsste demnach diese Stoffe in der angegebenen Concentration enthalten; die Ausbeute an löslicher Substanz aus den Pilzdecken concentrirter Substrate müsste also wesentlich grösser ausfallen, als bei normalen Pilzdecken. Andererseits müssten sich aber auch Verschiebungen im Wassergehalt vergleichender Pilzdecken bemerkbar machen und demgemäss mit der Höhe der Concentration des Aussenmediums eine Verminderung des Wassergehaltes eintreten.

In der That machen sich ziemlich weitgehende Unterschiede zwischen normalen und anormalen Pilzdecken nach diesen Richtungen hin geltend, wie aus den weiteren Untersuchungen hervorgeht.

Verhältnisse zwischen Frisch- und Trockengewicht normaler und anormaler Pilzdecken.

Wenn auch, wie Wehmer beobachtete, das Verhältniss zwischen Frisch- und Trockensubstanz auf gleichem Substrat gewachsener Pilzdecken in ziemlich weiten Grenzen schwankt[1]) und

1) Wehmer, l. c. 1891, p. 22.

er deshalb solchen Bestimmungen wenig Werth beimisst, so lässt sich aus einem Mittelwerth derselben doch ein Anhalt gewinnen, speciell für die hier in Betracht kommenden weiten Differenzen zwischen normalen und anormalen Pilzdecken. Der genannte Autor fand für gewöhnliche Kulturen im Mittel 20,6 % Trockensubstanz und 79,4 % Wasser und erklärt des weiteren: „Es scheinen im allgemeinen, was übrigens erklärlich, auf concentrirten Lösungen gewachsene Decken etwas wasserärmer zu sein, ohne dass dies als strenge Regel gilt.“

Aus seinen Befunden seien einige Zahlen tabellarisch zusammengestellt, welche im Mittel bestätigen, dass mit Zunahme der Concentration das Gewicht der Trockensubstanz sich erhöht.

Substr. Dextrose	Frischgew. g	Trockengew. g	Procent	Mittel %
10 %	2,8	0,698	24,9	
„	5,7	0,755	13,2	
„	22,5	5,016	22,3	18
„	29,0	5,090	17,5	
„	7,5	0,906	12,1	
15 %	5,6	1,470	26,25	26,25
30 %	3,0	0,987	32,90	32,90

Der Unterschied von Pilzdecken, die auf 10 % Dextroselösungen und solchen, die auf 30 % gewachsen sind, tritt bereits bei dieser relativ geringen Concentration deutlich hervor.

Noch mehr geschieht dies, wie meine Untersuchungen zeigen, bei Decken, die auf hoch concentrirten organischen und anorganischen Salzlösungen gewachsen sind.

Substrat	Frischgew. g	Wasser g	Trockengewicht g	Trockengewicht %	Mittel %
Normal	11,70	10,156	1,544	13,2	15,3
	8,60	7,210	1,390	16,1	
	4,00	3,146	0,854	21,3	
	9,10	7,925	1,175	13,0	
	13,80	12,009	1,791	13,0	
Dextrose 50 %	15,30	8,602	6,698	43,8	43,7
	9,20	4,859	4,341	47,2	
	13,70	7,466	6,234	45,5	
	12,20	7,050	5,150	42,2	
	17,30	10,270	7,030	40,0	

Substrat	Frischgew. g	Wasser g	Trockengewicht g	Trockengewicht %	Mittel %
Na_2SO_4 19%	6,70	4,198	2,502	37,3	
	4,00	2,458	1,542	38,5	
	5,00	3,075	1,925	38,5	37,0
	4,60	2,997	1,603	35,0	
	3,75	2,406	1,344	36,0	
NaCl 11%	4,00	2,677	1,323	33,0	
	3,40	2,225	1,175	34,0	
	4,00	2,597	1,403	35,0	34,6
	6,25	4,038	2,212	35,0	
	4,75	3,072	1,678	35,3	

Gegenüber dem Trockengewicht normaler Pilzdecken ist also, wie aus der letzten Columne ersichtlich, das der anormalen um das zwei- bis dreifache gestiegen.

Im übrigen können naturgemäss die angeführten Trockengewichtsbestimmungen keine weiteren Schlüsse über die Quantität der die osmotische Leistung bedingenden Stoffe gestatten. Immerhin ist der geringe Wassergehalt der auf concentrirtem Substrat gewachsenen Pilzdecken eine bemerkenswerthe Erscheinung, die mit der Beschaffenheit des Zellinhaltes in directer Beziehung stehen muss. Näheren Aufschluss über die bestehenden Verhältnisse können jedoch erst die Quantitäten der in den Pilzdecken enthaltenen wasserlöslichen Stoffe geben.

Verhältnisse der wasserlöslichen Substanz im Frischgewicht normaler und anormaler Pilzdecken.

Schon an früherer Stelle war darauf hingewiesen und berechnet, dass selbst bei niedrigem Moleculargewicht die osmotisch wirksamen Stoffe in grösseren Mengen vorhanden sein müssen. Sicherlich dürften also im Gehalt normaler und anormaler Pilzdecken grosse Differenzen zu erwarten sein.

Für das Extrahiren der Decken mögen dieselben Regeln gelten, die bei früheren quantitativen Bestimmungen eingehalten wurden. Das Filtrat wurde in einem Porcellanschälchen auf dem Dampfbade zur Trockne eingedunstet und bei 100° bis zum constanten Gewicht getrocknet. In der Farbe der Auszüge machte sich bereits eine Verschiedenheit zwischen normalen und anormalen Pilzdecken

geltend. Von ersteren war sie weingelb, der Rückstand hellbraun, von letzteren dagegen braun, der Rückstand aber braunschwarz und von caramelartigem Geruch.

Substrat	Frischgewicht g	Wasserlösl. St. g	Procent	Mittel %
Normal	8,60	0,240	2,7	3,6
	30,65	1,105	3,6	
	4,00	0,175	4,4	
	8,30	0,305	3,7	
Dextrose 50%	12,20	2,787	23	21,0
	30,00	5,825	19	
	12,30	2,555	20	
	15,30	3,243	21	
Na_2SO_4 19%	5,00	0,845	17	15,0
	3,75	0,549	15	
	4,60	0,660	14	
	4,20	0,609	14	
NaCl 11%	6,25	1,004	16	17,0
	7,30	1,348	18	
	8,20	1,533	19	
	7,20	1,149	16	

Die auf concentrirtem Substrat gewachsenen Pilzdecken enthalten also im Durchschnitt die fünffache Menge an wasserlöslichen Substanzen, als normale.

Wenn nun zwar nicht die Quantität allein, sondern erst die Qualität über die osmotische Leistungsfähigkeit eines Stoffes entscheiden kann, so darf doch im vorliegenden Falle in einem so bedeutenden Mehrgehalt an löslichen Stoffen eine entsprechende Erhöhung an osmotischer Leistung vermuthet werden.

Einen genaueren Einblick in die bestehenden Verhältnisse geben aber erst die Mengen gelöster Stoffe in ihrem Verhältniss zum Wassergehalt der Pilzdecken. Sie veranschaulichen annäherungsweise die Höhe der Concentration des Zellsaftes.

Verhältnisse der wasserlöslichen Stoffe zum Wassergehalt bei normalen und anormalen Pilzdecken.

Wie schon früher erwähnt, treten im Wassergehalt der Pilzdecken, selbst auf gleichartigem Substrat, grosse Schwankungen auf. Es müssen also auch hier lediglich Durchschnittswerthe zur Be-

urtheilung kommen. Da ferner das in den Zellwänden imbibirte und das zwischen den Hyphen capillar festgehaltene Wasser auf Kosten des Zellsaftes mit zur Berechnung kommt, so ist sicher anzunehmen, dass in allen Fällen der Zellsaft real eher concentrirter ist als die Tabelle vergegenwärtigt:

Substrat	Wassergeh. d. P. g	Gelöste Stoffe g	Concentrat. %	Mittel %
Normal	7,210 3,146 26,010	0,240 0,175 1,105	3,3 5,6 4,4	4,4
Dextrose 50%	7,050 15,850 8,602	2,787 5,825 3,243	39,5 36,75 37,7	37,9
Na_2SO_4 19%	3,075 2,406 2,997	0,845 0,549 0,660	27,5 22,8 22,0	24,1
NaCl 11%	4,038 4,494 4,757	1,004 1,348 1,333	22,4 30,0 28,0	26,6

Die Concentration ist demnach bei anormalen Pilzdecken durchschnittlich $6\frac{1}{2}$mal höher als bei normalen. Diese Tabelle ist übrigens, wie schon an dieser Stelle hervorgehoben sei, für die späteren qualitativen Ermittelungen des hauptsächlich osmotisch wirksamen Stoffes von Nutzen. Die Concentration des Zellsaftes, unter Berücksichtigung der Höhe ihrer osmotischen Leistung in Salpeterwerthen ausgedrückt, gestattet nämlich einen gewissen Anhalt für die Bestimmung der Moleculargrösse des fraglichen Stoffes.

Ueber die Qualität der Stoffe, welche an der Zunahme der osmotischen Leistung betheiligt sind.

Zur Analyse der Turgorkraft bei höheren Pflanzen giebt de Vries[1]) eine Methode an, welche sich auf die quantitative chemische Analyse des ausgepressten Zellsaftes gründet. Demgemäss ist es möglich, die einzelnen Componenten, welche an der Turgorkraft theilnehmen, zu bestimmen und mit Hilfe der isotonischen Coeffi-

1) de Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft, Jahrb. f. wissensch. Bot. 1884, Bd. 14, p. 562.

cienten ihre Antheilnahme in Salpeterwerthen auszudrücken. Für den vorliegenden Fall stösst die Methode insofern auf Schwierigkeiten, als eine Gewinnung des Zellsaftes aus den Pilzdecken durch Auspressen nicht möglich ist. Als Ersatz dessen giebt aber die letztangeführte Tabelle im vorigen Abschnitt einen gewissen Anhalt über die Concentration des Zellsaftes, so dass es für die weiteren Untersuchungen nur darauf ankommt, die Zusammensetzung der wasserlöslichen Stoffe zu charakterisiren und mit Hilfe der isotonischen Coefficienten festzustellen, welchem Stoffe die hauptsächlichste osmotische Leistung in der Zelle zukommt.

Ohne einen correcten analytischen Gang einzuhalten, wie er bei Pflanzenanalysen wohl üblich ist, soll in vorliegendem Falle eine einfache Methode der Gruppenausscheidung befolgt werden. In erster Linie ist es nöthig, zu ermitteln, in welchen procentischen Verhältnissen anorganische und organische Stoffe an der Turgorbildung betheiligt sind.

Zur Orientirung dessen erscheint es vortheilhaft, einen Blick auf die Quantität und Qualität der gebotenen Nährsalze zu werfen. Sie sind in der Nährlösung zu 0,62 % geboten und repräsentiren damit einen Natronsalpeterwerth von 0,5 %. Würden sie die Zunahme der osmotischen Leistung hauptsächlich bedingen, so müssten sie nothwendigerweise in grossen Mengen in der Zelle angehäuft sein. Dies scheint, soweit es 50 %-Dextrosepilzdecken betrifft, von vornherein ausgeschlossen zu sein, denn, abgesehen davon, dass der Pilz zu seinem Aufbau einen Theil der Aschenbestandtheile beansprucht, sind die absoluten Mengen an gebotenen Salzen so gering und die Ausbeute an Pilzsubstanz im Verhältniss so gross, dass sie für die Turgorbildung nicht annähernd ausreichen würden. Es mag dies an einem Beispiel demonstrirt sein. Die Kulturgefässe von 50 %-Dextrosepilzdecken enthielten 200 g einer concentrirten Nährlösung bestehend aus 1,2 g der Nährsalze, 100 g Dextrose und 100 g dest. Wasser. Das Frischgewicht der darauf gewachsenen Pilzdecken betrug in vielen Fällen 30 g und mehr. Wenn man erwägt, dass schon für den Ausgleich zwischen der osmotischen Wirkung des Aussenstoffes und dem Zellinnern 16 % Natronsalpeter nöthig sind und die Nährsalze ungefähr den gleichen osmotischen Werth wie $NaNO_3$ besitzen, so müsste in dem Zellsaft des Pilzes mehr als 2 g d. h. eine Quantität an Nährsalzen enthalten sein, wie sie in den Kulturlösungen gar nicht geboten war. Die grosse Pilzernte auf 50 %-Dextrose (in einem Falle wurden auf 200 g Kultur-

flüssigkeit 60 g Frischsubstanz in 2 Monaten erzielt) lässt daher mit Sicherheit erwarten, dass im wesentlichen die Kohlenstoffquelle, die hier in unbeschränktem Maasse zur Verfügung steht, das Ausgangsmaterial für die Bildung osmotisch wirksamer Substanz darstellt. Im übrigen können naturgemäss erst die Aschenbestimmungen entscheiden, ob in allen Fällen die Aschensalze nur unwesentlich an der Turgorbildung betheiligt sind.

Viel grösser aber ist die Wahrscheinlichkeit, dass die gebotenen Aschensalze mit der gleichzeitig gegebenen Kohlenstoffquelle zur Bildung osmotisch sehr wirksamer Substanzen Veranlassung geben können. Bekanntlich bedienen sich die Pflanzen vielfach zur Erzielung des Turgordruckes der Basen in Bindung mit organischen Säuren, also in Gestalt organischer Salze. Auch werden neben Verbindungen der Basen mit organischen Säuren voraussichtlich Vereinigungen mit Kohlenhydraten oder andern Körpern vorkommen [1]). Die Pflanzensäuren entstehen in den Zellen aus den organischen Nährstoffen und bei Schimmelpilzen sind organische Säuren wie Oxalsäure, Weinsäure, Citronensäure als Stoffwechselprodukte vielfach nachgewiesen worden [2]). Als neutralisirende Basis käme in erster Linie das von aussen zugeführte Kalium des Monokaliumphosphats in Betracht. Durch diese Art der Bindung wird also die Turgorkraft wesentlich erhöht, gleichviel ob das Produkt ein saures oder neutrales Salz einer organischen Säure ist. Ihre Gegenwart würde sich in dem Aschengehalt kundgeben, insofern als beim Glühen K_2CO_3 resultirt.

Quantität und Qualität der Asche bei normalen und anormalen Pilzdecken.

Besonders peinliches Abspülen mit isotonischen Lösungen geeigneter Stoffe war hier umsomehr erforderlich, weil schon geringe Mengen der anhängenden anorganischen Salze grosse Differenzen im Aschengehalt nach sich ziehen müssen. Als geeigneter Stoff hierfür erwies sich NH_4Cl, weil es in der Glühhitze ohne Rückstand flüchtig ist, es andererseits aber auch, wie die plasmolytischen Versuche lehren, vom Pilzprotoplasten nicht aufgenommen wird.

---

1) Pfeffer, Physiologie 1897, Bd. I, p. 418.

2) Wehmer, Ueber Pilze, die in sauren Lösungen gedeihen, 1891 u. 1893.

Die Veraschung der Trockensubstanz wurde in einer geräumigen Platinschale vorgenommen; der kohlige Rückstand, der besonders bei anormalen Pilzdecken einer gänzlichen Veraschung ziemlichen Widerstand entgegensetzte, wurde mit etwas H_2O fein zerrieben und nach dem Verdunsten kurze Zeit geglüht, wodurch gewöhnlich schon ein Weissbrennen der Asche erzielt war.

Substrat	Frischgewicht g	Asche g	Procent	Mittel %
Normal	17,70 9,10 13,80	0,044 0,042 0,062	0,37 0,46 0,45	0,43
Dextrose 50%	9,20 8,85 5,50	0,136 0,102 0,090	1,5 1,2 1,6	1,4
Na_2SO_4 19%	3,75 1,90 4,20	0,069 0,036 0,091	1,8 1,9 2,2	2,0
NaCl 11%	4,00 4,80 4,90	0,025 0,026 0,025	0,62 0,55 0,51	0,56

Diese Resultate gestatten verschiedene Schlussfolgerungen. Erstens bestätigen sie für anorganische Salze die schon früher beobachtete Nichtaufnahme derselben (abgesehen von geringen Mengen des Na-Sulfates). Zweitens beweisen sie, dass die Aschensalze für den Hauptantheil der Turgorkraft nicht in Betracht kommen. Zum dritten scheint aber auch die Anwesenheit neutraler und saurer Salze organischer Säuren (von Ammoniumsalzen vorläufig abgesehen) ausgeschlossen zu sein. Die Prüfung der Asche auf Alkalität auf titrimetrischem Wege durch Restmethode ergab nur geringe Mengen von Carbonat, die Lösung der Asche wurde durch 2,2 cmm $\frac{HCl}{10}$ neutralisirt. Es bedarf keines Hinweises, dass der Methode unter den bestehenden Verhältnissen gewisse Mängel anhaften; es kam ja vorläufig nur darauf an, nachzuweisen, ob grössere Mengen von Carbonat einen Rückschluss auf die Gegenwart von Kalium- oder Magnesiumsalzen organischer Säuren in den Pilzdecken gestatteten.

Zur Vervollständigung sei nur noch hinzugefügt, dass die Asche zur Hauptsache aus Phosphat neben etwas Sulfat bestand. Der Aschengehalt anormaler Pilzdecken, obgleich um das 2—4fache gestiegen, ist in seinen absoluten Mengen so niedrig, dass der Mehrgehalt für die Zunahme der osmotischen Leistung nur unwesentlich in Frage kommt. Zur Illustration dessen sei ein Beispiel herangezogen. In 5 g Frischsubstanz einer auf 19% Na_2SO_4 gewachsenen Pilzdecke müssten z. B. im Zellsaft gelöst sein 24% K_2HPO_4 also 0,72 g. Die Asche müsste demnach 0,68 g Pyrophosphat[1]), das ist etwa 13% vom Frischgewicht des Pilzes enthalten.

Einen relativ sehr niedrigen Aschengehalt weisen die auf Chlornatriumsolution gewachsenen Pilzdecken auf, eine Erklärung hierfür ergab sich im Verlaufe der weiteren Untersuchungen bei der Aschenbestimmung von Sporen, von denen 2,835 g Frischsubstanz 0,1287 g Asche, also 4,5% enthielt. Da nun die Chlornatrium-Pilzdecken keine oder nur spärliche Conidienbildung aufwiesen, so ist es erklärlich, dass die nur aus Mycel bestehende Pilzdecke einen geringeren Aschengehalt ergiebt, als die andern auf Concentrationen normal fructificirenden Pilzdecken. Auch die sonstigen Schwankungen im Aschengehalt scheinen durch die Mengenverhältnisse der Sporen verursacht zu sein.

Die Verhältnisse zwischen anorganischer und organischer Substanz im Wasserauszug der Pilzdecken.

Schon die Bestimmungen des Aschengehaltes der Pilzdecken im Verhältniss zum Frischgewicht lassen wohl keinen Zweifel darüber, dass fast ausschliesslich Substanzen organischer Natur für die Zunahme osmotischer Leistung in der Zelle in Frage kommen. Um aber die Verhältnisse näher zu präcisiren und einen Anhalt über die Molekulargrösse des fraglichen organischen Stoffes zu gewinnen, soll das Verhältniss zwischen Aschensalzen, d. h. anorganischen einerseits und organischen Stoffen andererseits, in Beziehung zum Wassergehalt gebracht werden.

Zur Erleichterung der Uebersicht seien nur die Durchschnittswerthe für normale und anormale Pilzdecken tabellarisch zusammengestellt:

---

1) $2\ K_2HPO_4 = K_4P_2O_7 + H_2O$.

Substrat	Frischgew. g	Wassergehalt g	Gelöste Stoffe g	organ. %	anorgan. %
Normal	43,25	36,866	1,520	3,73	0,45
Dextrose 50 %	57,50	31,502	11,855	36,20	1,8
Na_2SO_4 19 %	13,35	8,478	2,054	21,70	2,3
NaCl 11 %	21,55	13,289	3,685	26,03	0,7

Um diese Verhältnisse nun annähernd in Salpeterwerthen auszudrücken, sei der anorganische Theil in seiner Wirkung als gelöstes Phosphat angesehen (es ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass ein Theil davon ungelöst d. h. im osmotisch unwirksamen Zustand in der Zelle vorhanden ist). Der Durchschnitt aus dem Aschengehalt anormaler Pilzdecken beträgt 1,6 %, dies entspricht 1,7 % K_2HPO_4 oder 0,9 % $NaNO_3$ oder 1,3 % KNO_3. In Wirklichkeit ist die osmotische Leistung in der Zelle gleich 23 % $NaNO_3$, nämlich zur Aequilibrirung des Aussendrucks = 16 % $NaNO_3$ und entsprechend dem Normalturgor = 7 % $NaNO_3$.

Demnach würde der organische Antheil, der sich aus den anormalen Pilzdecken zu 30 % durchschnittlich berechnet, einem Natronsalpeterwerth von 22 % oder ca. 26 % KNO_3 gleichkommen. Mit einem Wort es handelt sich um einen hochosmotisch wirksamen organischen Stoff. Sein osmotischer Werth würde etwa dem von Glycerin oder Oxalsäure gleich sein.

Ohne in dem ferneren Verlauf der Untersuchungen, die sich mit der Qualität des organischen Stoffes befassen, auf dem niedrigen Molekulargewicht, das sich aus den obigen Berechnungen ergiebt, zu fussen, können doch von vornherein Verbindungen unberücksichtigt bleiben, deren osmotischer Werth bedeutend unter dem von Glycerin zurückbleibt.

Prüfung des Wasserauszugs auf Gehalt an Ammoniumsalzen organischer Säuren.

Anschliessend an die früheren Untersuchungen auf Kaliumsalze organischer Säuren soll nachfolgend zur Ergänzung eine solche auf Ammoniumsalze vorgenommen werden. Für deren Bildung käme als Stickstoffquelle von den gebotenen Nährsalzen Ammonnitrat, als Kohlenstoffquelle Dextrose in Betracht. Durch Bindung organischer

Säuren, wie Aepfelsäure, Weinsäure, Citronensäure an Ammoniak sei es in Form saurer oder neutraler Salze würden allerdings Salze von hoher osmotischer Leistung resultiren. So ist z. B. eine 1,26% Lösung von äpfelsaurem Ammon isosmotisch mit einer 1% Kaliumnitratlösung, also würde eine 26% KNO_3-Lösung mit einer 33% Ammoniummalat- oder einer 36% Ammoniumtartratlösung isotonisch sein. Der Zellsaft anormaler Pilzdecken müsste demnach ganz bedeutende Mengen dieser Salze enthalten.

Zur Beantwortung der Frage, ob nennenswerthe Quantitäten von Ammoniakstickstoff im Zellsaft der Pilze enthalten sind, gelangten vergleichend normale und auf 50% Dextrose gewachsene Decken zur Bestimmung.

Zu dem Zwecke wurden sie in der üblichen Weise mit heissem dest. Wasser extrahirt, das Filtrat mit 2 Raumtheilen Alkohol versetzt, der Niederschlag abfiltrirt und das Filtrat unter Zusatz von gebrannter Magnesia destillirt. Das Destillat wurde in einer gemessenen Menge Zehntelnormalsalzsäure aufgefangen und titrirt.

I. Normal-Pilzdecke: Frischgewicht 17 g. Vorgelegt 29,5 ccm $\frac{HCl}{10}$. Neutralisirt durch 26,2 ccm $\frac{KOH}{10}$. Verbleibt 3,3 ccm $\times$ 0,0014 = 0,0046 N = 0,27% N = 0,33% NH_3.

II. 50%-Dextrose-Pilzdecke. Frischgewicht 14 g. Vorgelegt 30 ccm $\frac{HCl}{10}$. Neutralisirt durch 27,10 ccm $\frac{KOH}{10}$. Verbleibt 2,9 ccm $\times$ 0,0014 = 0,00406 N = 0,29% N = 0,35% NH_3.

Die nahezu übereinstimmenden Resultate führen zu dem Schluss, dass Verbindungen des Ammoniakstickstoffs an der Zunahme osmotischer Leistung nicht betheiligt sind. Im übrigen sei auf die an späterer Stelle angeführten Gesammtstickstoffbestimmungen hingewiesen.

Prüfung der Pilzdecken auf Gehalt an freien Säuren und Estern.

Zur Beantwortung der Frage, ob freie organische Säuren einen wesentlichen Antheil an der osmotischen Leistung nehmen, beschränkte ich mich auf Anwendung der titrimetrischen Methode. Es handelte sich vorläufig nur darum, einen Anhalt zu gewinnen, ob die Relationen im Säuregehalt normaler und anormaler Pilzdecken grosse Verschiedenheiten aufweisen. Von der Qualität im einzelnen durfte vorläufig Abstand genommen werden.

Dementsprechend kamen einerseits normale Pilzdecken, die mit destill. Wasser abgespült waren, andererseits 50%-Dextrose-Pilzdecken, welche mit isotonischer NaCl-Lösung gewaschen waren, zur Verwendung. Nach Feststellung des Frischgewichtes wurden die Decken im Mörser mit der zehnfachen Menge destill. Wasser zu einem feinen Schlamm zerrieben und auf dem Wasserbade ½ Stunde lang erwärmt, dann auf ein dichtes Filter übertragen, abfiltrirt und solange mit heissem dest. Wasser nachgespült, bis das Ablaufende blaues Lackmuspapier nicht mehr röthete. Die Titration mit Zehntel-Normalkali hatte folgende Ergebnisse:

Normal-Pilzdecke, Frischgewicht 9,5 g = 2,6 ccm $\frac{KOH}{10}$

50%-Dextrose-Pilzdecke „ 11,5 g = 9,4 „ „

Auf gleiche Mengen Frischgewicht umgerechnet, ergiebt dies zu Gunsten der 50%-Dextrose-Pilzdecken die dreifache Menge an freier Säure. Die absoluten Mengen der daraus sich berechnenden Säuren sind aber so gering, dass sie nur unwesentlich an der Turgorbildung betheiligt sein können. Auf die hochosmotisch wirkende Aepfel- oder Weinsäure berechnet würden 9,4 ccm $\frac{KOH}{10}$ = 0,063 resp. 0,070 g oder 0,55% resp. 0,61% vom Frischgewicht des Pilzes betragen.

Um aber auch die Gegenwart flüchtiger organischer Säuren mit in Berücksichtigung gezogen zu haben, die nach dem obigen Verfahren verjagt sein konnten, war es angezeigt, eine anormale Pilzdecke in toto mit Wasser der Destillation zu unterwerfen und das Destillat auf seine Reaction zu prüfen.

Diesbezügliche Versuche lieferten jedoch ein negatives Resultat. Ausserdem konnten in demselben Destillat neutrale flüchtige Producte, nämlich Ester organischer Säuren enthalten sein, die bekanntlich durch Kochen mit alkoholischer Kalilauge leicht verseift werden und neben dem Alkohol das Salz der Säure liefern.

Auch hier führten entsprechende Versuche zu negativen Befunden. Ester der zwei- und dreibasischen Säuren wie Oxalsäure, Aepfelsäure, Weinsäure, Citronensäure hätten sich übrigens schon im Destillat durch ihre Unlöslichkeit in Wasser verrathen.

Bestimmung des gesammten Säuregehaltes im Wasserauszug anormaler Pilzdecken.

Nachdem im vorigen Abschnitt die Abwesenheit flüchtiger Säuren und Ester constatirt ist, kann die Gesammtheit der im Zell-

saft enthaltenen Säuren, seien es freie oder gebundene, nach einer von Dragendorff angegebenen Methode ermittelt werden[1]). Zur Verarbeitung gelangten 100 g Frischgewicht von Pilzdecken, die auf 50 % Dextrose gewachsen waren. Das Extrahiren geschah in der üblichen Weise, das Filtrat wurde bis auf 30 ccm eingedunstet und mit soviel neutralem Bleiacetat versetzt, dass alle dadurch fällbaren Substanzen niedergeschlagen wurden. Nach 24stündigem Stehen wurde abfiltrirt ausgewaschen und der noch feuchte Bleiniederschlag in Wasser suspendirt mit H_2S zerlegt. Die vom Schwefelblei abfiltrirte Flüssigkeit wurde auf dem Dampfbade eingedunstet, dann im Exsiccator bis zum constanten Gewicht getrocknet. Die wasserhelle honigdicke Säure wog 1,06 g, eine Quantität, welche mit Rücksicht auf die grosse Menge Frischsubstanz und der sich daraus berechnenden gelösten Stoffe, nämlich ca. 20 g recht gering erscheint.

Die qualitative Prüfung ergab die Gegenwart von H_3PO_4 (wohl Hauptmenge), etwas H_2SO_4 und als organische Säure Weinsäure. Der Gesammtgehalt an Säure illustrirt für die Fragestellung die geringe Bedeutung derselben für die Zunahme der osmotischen Leistung in der Zelle.

Sind Stickstoffverbindungen an der Zunahme osmotischer Substanz wesentlich betheiligt?

Ergänzend zu den an früherer Stelle angeführten Bestimmungen des Ammoniakstickstoffs im Wasserauszug der Pilze, soll nun noch der gesammte Stickstoffgehalt in dem Frischgewicht der verschiedenen Pilzdecken ermittelt werden. Für die Fragestellung kommt es darauf an, ob normale und anormale Pilzdecken grosse Differenzen in ihren Stickstoffmengen aufweisen.

Zur Anwendung gelangte eine modificirte Kjeldahl'sche Methode, wie sie im Laboratorium für angewandte Chemie zu Leipzig mit gutem Erfolg eingeführt ist.

Nach Feststellung des Frischgewichts wurden die Pilzdecken im Exsiccator getrocknet, in der Reibschale mit reinem Sande zu einem feinen Pulver zerrieben und in Mengen von 0,6 — 1 g in einem 100 ccm fassenden schwer schmelzbaren Rundkolben mit 10 ccm conc. engl. H_2SO_4 und 10 ccm rauchender H_2SO_4, 2 g P_2O_5 und

1) Dragendorff, Qualit. u. quant. Analyse von Pflanzen und Pflanzentheilen, 1882, p. 67.

5—10 gr wasserfreiem $CuSO_4$ auf dem Sandbade solange erhitzt, bis eine weisse bis grünlichgelbe Lösung erzielt war, ein Verfahren, welches ungefähr 6 Stunden Zeit beanspruchte. Der erkaltete Inhalt wurde nun mit dest. Wasser verdünnt und unter Vermeidung von Verlust in einen geeigneten Destillirkolben übertragen. Die Destillation geschah in der üblichen Weise unter strenger Beobachtung, dass jeder Verlust vermieden war. Die Vorlage enthielt je nach der Quantität der benutzten Substanz 40—60 ccm Zehntel-Normalsalzsäure, der als Indicator einige Tropfen Methylorangelösung zugefügt war.

Die Titration mit Zehntel-Normalkali ergab bei Verwendung verschiedener Pilzdecken, die auf gleichem Substrat gewachsen waren, nicht genau übereinstimmende Resultate, ein Umstand, der seinen Grund in dem nicht constant bleibenden Verhältniss zwischen Mycel und Sporen hat. Für die vergleichenden Bestimmungen normaler und anormaler Pilzdecken kam es übrigens auf geringe Abweichungen im procentualen Gehalt an Stickstoff nicht an.

a) Normal-Pilzdecken: Zerstört 6,5 g Frischsubstanz. Vorgelegt: 50,4 ccm $\frac{HCl}{10}$. Zurücktritirt mit 16,6 ccm $\frac{KOH}{10}$. Verbleibt: 33,8 ccm $\times$ 0,0014 = 0,04732 = 0,73 % N.

a) Normal-Pilzdecke: Zerstört 6,5 g Frischsubstanz. Vorgelegt: 52,1 ccm $\frac{HCl}{10}$. Zurücktitrirt mit 17,4 ccm $\frac{KOH}{10}$. Verbleibt: 34,7 ccm $\times$ 0,0014 = 0,0485 = 0,75 % N.

b) 50 %-Dextrose-Pilzdecke: Zerstört 3 g Frischsubstanz. Vorgelegt 50 ccm $\frac{HCl}{10}$. Zurücktitrirt mit 32 ccm $\frac{KOH}{10}$. Verbleibt 18 ccm $\times$ 0,0014 = 0,0252 = 0,84 % N.

b) 50 %-Dextrose-Pilzdecke: Zerstört 3 g Frischsubstanz. Vorgelegt 50 ccm $\frac{HCl}{10}$. Zurücktitrirt mit 33,2 ccm $\frac{KOH}{10}$. Verbleibt 16,8 ccm $\times$ 0,0014 = 0,0235 = 0,78 % N.

c) 19 %-Na_2SO_4-Pilzdecke: Zerstört 4,5 g Frischsubstanz. Vorgelegt 60 ccm $\frac{HCl}{10}$. Zurücktitrirt mit 28,5 ccm $\frac{KOH}{10}$. Verbleibt 31,5 ccm $\times$ 0,0014 = 0,0441 = 0,98 % N.

d) 11-NaCl-Pilzdecke: Zerstört 3 g Frischsubstanz. Vorgelegt 50 ccm $\frac{HCl}{10}$. Zurücktitrirt mit 35,5 ccm $\frac{KOH}{10}$. Verbleibt 14,5 ccm $\times$ 0,0014 = 0,0203 = 0,68 % N.

e) Sporen: Zerstört 0,72 g Frischsubstanz = 0,6 g Trockensubstanz. Vorgelegt 50,0 ccm $\frac{HCl}{10}$. Zurücktitrirt mit 30,2 ccm $\frac{KOH}{10}$. Verbleibt 19,8 ccm $\times$ 0,0014 = 0,0277 = 3,92 % N vom Frischgewicht. 4,62 % N vom Trockengewicht[1]).

Die Ergebnisse lassen keinen Zweifel darüber, dass Stickstoffverbindungen an der Zunahme osmotischer Substanz bei anormalen Pilzdecken nicht betheiligt sind. Die gefundenen Stickstoffmengen rühren, wie auch die vergleichenden Ammoniakbestimmungen ergeben haben, offenbar nur von den Eiweissstoffen und der Membran, die bekanntlich eine chitinartige Zusammensetzung hat[2]), her.

Wenn zur Bestimmung von Nitratstickstoff die Kjeldahl'sche Methode im allgemeinen keine sicheren Resultate giebt, so gilt dies mehr für Stoffe, deren Qualität zur Hauptsache Oxyde des Stickstoffes erwarten lässt. Die Beschaffenheit der Pilzdecken, ihr Gehalt an Pentosen und anderen Kohlenhydraten, giebt eine Garantie dafür, dass etwaige Antheile von Nitratstickstoff bei der Zerstörung sicher eine Reduction erfahren und somit der gesammte Stickstoff als Ammoniakstickstoff zur Bestimmung kommt. Eine summarische Stickstoffbestimmung nach der Jodlbaur'schen Methode, wonach der Nitratstickstoff durch Zinkstaub reducirt wird, ergab übrigens in einer vergleichenden Analyse keinen Mehrgehalt.

Somit wäre die Frage nach einem vorherrschend in den Dienst hoher osmotischer Leistung tretenden Stoffwechselprodukte soweit eingeengt, dass freie organische Säuren (von leicht zersetzlichen Säuren der Kohlenhydratreihe vorläufig abstrahirt), deren Salze und Ester, ferner stickstoffhaltige Verbindungen ausgeschlossen

1) Aus dem Stickstoffgehalt der Trockensubstanz normaler Pilzdecken, der sich auf 4,73 % resp. 4,85 % beläuft, berechnet sich nach alter Methode durch Multiplication mit der Zahl 6,25 der Eiweissgehalt, nämlich 29,56 % resp. 30,3 %. Sieber, Journal f. prakt. Chemie, No. 23, fand für *Penicillium*- und *Aspergillus*-Gemische in dieser Weise 28,88 resp. 28,95 %. Cramer, Archiv f. Hygiene, Bd. 13 u. 20, bestimmte den Stickstoffgehalt von *Penicillium*-Sporen mit 4,55 %, den Eiweissgehalt mit 28,44 %.

2) Winterstein, Zeitschr. f. physiol, Chemie, Bd. 19, p. 521.

erscheinen. Demnach bleiben für fernere Orientirungen von bekannten Gruppen nur noch übrig die Kohlenhydratreihe und von Einzelstoffen vielleicht die ihnen nahestehenden mehrwerthigen Alkohole Glycerin und Mannit.

Sind Kohlenhydrate und verwandte Stoffe an der Turgorkraft wesentlich betheiligt?

Von den im Pilzreiche auftretenden Kohlenhydraten Dextrose, Trehalose, Glykogen, ferner den Pentosen wie Schleim und den noch wenig bekannten Pectinstoffen ist nur die erstere zu ziemlich erheblicher osmotischer Leistung befähigt. Käme Dextrose für die hohe Turgorkraft in anormalen Pilzdecken in Betracht, so müsste sie in ganz erheblichen Mengen im Zellsaft gelöst sein, eine Annahme, die schon durch die früher vorgenommenen qualitativen Untersuchungen als widerlegt zu betrachten ist. Es muss dieses Verhalten insofern befremden, als Dextrose an und für sich im pflanzlichen Stoffwechsel eine so grosse Rolle spielt und vielfach als turgorerzeugender Stoff hauptsächlich Verwendung findet. So ist z. B. in den Blumenblättern der Rose Glukose hauptsächlich nämlich zu 80% an der osmotischen Leistung in der Zelle betheiligt[1]). In vorliegendem Falle war sicherlich zu erwarten, dass sich der Pilz für Herstellung des Gleichgewichtes zwischen Substrat und Zellinnern des Aussenstoffes bedient, wenn er auf 50% Dextrose wächst.

Nachdem eine Ansammlung direct reducirender Kohlenhydrate nicht beobachtet werden konnte, bedarf es zur Vervollständigung des Ganzen nur noch einer Bestimmung der Glukosen und spaltbaren Saccharosen in beiderlei Pilzdecken. Die Entwickelung der Dextrosekulturen war, wenn auch verlangsamt, im Verlaufe von drei Wochen eine so bedeutende, dass es mit Leichtigkeit gelang, grössere Mengen des wässerigen Extractes zu gewinnen. Pilzdecken von 30 g Frischgewicht zählten nicht zu Seltenheiten und den Gehalt an löslichen Stoffen mit durchschnittlich 20% berechnet, ergiebt für je eine Decke 6 g Extract. Zur Gewinnung einer gleichen Menge aus normalen Pilzdecken bedurfte es deren ca. 35 Decken oder 150 g Frischgewicht.

1) de Vries, l. c., 1884, p. 576.

Das Extrahiren der Pilzdecken geschah in allen Fällen mit dest. Wasser, dem 2—3 Tropfen HCl zugesetzt war, im Dampfbade. Das Filtrat wurde in flachen Porzellanschalen auf dem Dampfbade eingedunstet. Der Rückstand im Exsiccator getrocknet stellte eine dunkelbraune zähe Masse vor, die wohl noch kleine Wassermengen zurückhalten mochte. Dieses zu entfernen genügte selbst tagelanges Erhitzen auf 110—115° nicht, und mit Rücksicht auf etwaige zu weitgehende Zersetzung begnügte ich mich mit der Verwendung des im Exsiccator getrockneten Materials, das sicher nicht mehr als 5% Wasser zurückhielt.

Es handelte sich zunächst darum, festzustellen, in welchen Quantitäten direct reducirende Kohlenhydrate oder im engeren Sinne Glykosen im Extract vorhanden waren. Andererseits war eine Prüfung auf den Gehalt an gesammten Kohlenhydraten, direct reducirenden und spaltbaren, vorzunehmen. Die letztere Untersuchung nach erfolgter Inversion durch längeres Kochen mit verdünnter H_2SO_4 geschah wie die erstere auf titrimetrischem Wege mit Fehling'scher Lösung.

Normale Pilzdecke: Verwendet 2,21 g Trockenextract. Direct reducirende Kohlenhydrate = Spuren. Spaltbare Kohlenhydrate = 0,194 = 8,8%.

50%-Dextrose-Pilzdecke: Verwendet 5,825 Trockenextract. Direct reducirende Kohlenhydrate = 0,550 = 9,4%. Spaltbare Kohlenhydrate aus 1,894 Trockenextract nach Inversion durch fünfstündiges Kochen mit 5% H_2SO_4 am Rückflusskühler = 0,355 = 18,7%, hiervon ab 9,4% direct reducirendes = 9,3% spaltbare Saccharosen.

Auf Pilzfrischgewicht umgerechnet ergeben sich folgende Werthe: Normale Pilzdecken enthalten: direct reducirende Kohlenhydrate = Spuren. Spaltbare Saccharosen = 0,33%. 50% Dextrose-Pilzdecken enthalten: direct reducirende Kohlenhydrate = 2%. Spaltbare Saccharosen = 1,9%. Schon an früherer Stelle (p. 393) ist hervorgehoben, dass allein zur Herstellung des Gleichgewichts zwischen Kulturflüssigkeit und Zellinnern mehr als die zehnfache Menge der gefundenen Glycose in den Pilzdecken bezw. im Zellsaft derselben enthalten sein müsste.

Jedenfalls lehren die Befunde, dass Glykosen und spaltbare Saccharosen einen wesentlichen Antheil an der Turgorkraft nicht nehmen. Voraussetzung für diese Behauptung bleibt natürlich stets der Umstand, dass nicht während der Ex-

traction aus dem Material Zersetzungen irgendwelcher Art eingetreten sind.

Anschliessend hieran blieben nun noch Untersuchungen der Pilzdecken auf Glycerin und Mannit übrig. Mit Rücksicht darauf, dass Glycerin mit Wasserdämpfen bei 100° flüchtig ist, konnte der eingedunstete Wasserauszug nicht wohl zur Untersuchung Verwendung finden. Es wurden deshalb die bei niedriger Temperatur getrockneten Pilzdecken als solche verarbeitet.

Zur Bestimmung des Glycerins benutzte ich dessen Löslichkeit in absolutem Alkohol. Mit Hilfe eines Soxhlet'schen Extractionsapparates wurden mit Sand zu einem feinen Pulver zerriebene Dextrose-Pilzdecken in der Siedehitze völlig extrahirt, das Filtrat verdunstet und im Exsiccator zum constanten Gewicht getrocknet. Ein Theil der resultirten braunen, zähen Masse mit gepulvertem saurem Kaliumsulfat erhitzt entwickelte keinen Acroleïngeruch, vielmehr wurde ein Geruch nach verbranntem Zucker wahrnehmbar. Um jede Täuschung auszuschliessen, versuchte ich das Extract in einem Gemisch von 3 Volumen absolutem Alkohol und 2 Volumen Aether zu lösen, wobei jedoch nur wenig aufgenommen wurde; das verdunstete Filtrat erwies sich glycerinfrei.

Mit Hinblick auf die relativ grosse Menge, nämlich 14,15 g trockener Pilzsubstanz, welche ca. 6,5 g lösliche Stoffe enthält, konnte Glycerin als osmotisch wirksamer Stoff der Untersuchung nicht entgehen.

Dasselbe Material, bezw. dessen wässeriger Auszug diente zur Prüfung auf Mannit. In Ermangelung einer besonderen chemischen Reaction zur Erkennung desselben eignet sich bekanntlich einzig dessen leichte Krystallisirbarkeit in langen Nadeln aus kaltem wasserhaltigem Weingeist. Auch hier führten die Versuche zu negativen Resultaten.

Nachdem durch die vorangehenden Untersuchungen die chemische Zusammensetzung des Zellsaftes bis auf den hauptsächlich osmotisch wirksamen Stoff analysirt ist, dürfte es zweckentsprechend sein, für die gefundenen Stoffe mit Hilfe der isotonischen Coefficienten ihre Antheilnahme an der Turgorkraft in Salpeterwerthen auszudrücken.

In 100 g des Wasserauszuges der auf concentrirten Lösungen gewachsenen Pilzdecken sind enthalten:

Bestandtheile des Saftes	Gehalt in Gew.-Proc.	Isotonisch mit Gew.-Proc. KNO_3	Proc.-Antheil der Turgorkraft
Gesammte gelöste Stoffe	30	27	
Einzelstoffe: Aschensalze (K_2HPO_4) .	1,6	1,30	4,8
organ. Säuren	0,6	0,27	1,0
Glykosen	2,8	1,05	4,0
spaltbare Saccharosen . .	2,8	0,55	2,0
Summe der Einzelstoffe	7,8	3,17	11,8
Unbestimmte Stoffe	22,20	23,83	88,2

Es bedarf kaum des Hinweises, dass diese Zahlen nur annäherungsweise die bestehenden Verhältnisse wiedergeben können. Indessen geht aus der Tabelle soviel hervor, dass dem bisher unbestimmten organischen Stoff der Hauptantheil an der Turgorkraft zukommt.

Versuche zur Präcisirung des hauptsächlich osmotisch wirksamen Stoffes.

Nach den neusten Forschungen E. Fischer's fällt die Definition der Kohlenhydrate jetzt anders aus als früher, denn es gehören dazu nicht nur Stoffe mit sechs Kohlenstoffatomen und Multipla davon, neben Wasserstoff und Sauerstoff im Verhältniss des Wassers, sondern Verbindungen mit weniger und mehr als sechs Kohlenstoffatomen z. B. mit 3, 4, 5, 7, 8, 9 oder Vielfachen dieser Zahlen[1]). Zum Theil sind diese in der Natur noch nicht bekannt, sondern erst synthetisch dargestellt worden, zum Theil sind sie durch grosse Zersetzlichkeit charakterisirt.

Die Beobachtung, dass sich schon beim Extrahiren der Pilzdecken mit kaltem Wasser ohne Zusatz freier Mineralsäure das anfangs farblose Filtrat schnell bräunt, lässt darauf deuten, dass unter dem Einfluss des atmosphärischen Sauerstoffs sich Zersetzungen irgendwelcher Art geltend machen. Auch der caramelartige Geruch, der beim Trocknen der Pilzdecken sich bereits bei relativ niederen Temperaturen (50—60°) verbreitet, erinnert an das Verhalten einer Reihe mit Kohlenhydraten verwandter, leicht

1) Tollens, Handbuch der Kohlenhydrate 1895, Bd. II, p. 1.

zersetzlicher Säuren, intermediärer Oxydationsprodukte derselben, an die sog. Penton- und Hexonsäuren, von denen unter anderen die Glykuronsäuren näher studirt sind und im Stoffwechsel des thierischen Organismus zuweilen auftreten. Die Oxyglukonsäure, eine Hexonsäure von der Zusammensetzung der Glykuronsäure, ist übrigens von Boutroux [1]) als Stoffwechselprodukt einer Bakterienart, die mit Dextrose ernährt war, aufgefunden worden.

Bei Darstellung des Phenylosazons aus dem im Vacuum eingedunsteten, wässrigen Auszug einer 50 proc. Dextrosepilzdecke erhielt ich ein Präparat, welches sich in seinem Aeusseren ähnlich verhielt, wie ein Phenylosazon einer Glykuronsäure. Doch lege ich auf diese Beobachtung keinen Werth, zumal die neueren Studien Paul Mayer's zeigen, dass die Osazonreactionen dieser Verbindungen ziemliche Uebereinstimmungen untereinander aufweisen [2]).

Jedenfalls ist bei dem Gange der Untersuchungen ein Gebiet berührt, welches zum Theil wenig bekannte, zum Theil sehr unbeständige Stoffe der Kohlenhydratreihe behandelt. Aus diesem Grunde dürfte sich die Frage nach der Präcisirung des hier wirksamen osmotischen Stoffes ziemlich schwierig gestalten.

Jedoch soll zum Schluss des experimentellen Theils der Betrachtungen der Versuch nicht gescheut werden, unter Beobachtung aller Vorsichtsmassregeln, über die Qualität des fraglichen Stoffes einen gewissen Anhalt zu gewinnen.

In erster Linie war es nöthig, soweit als möglich unter Ausschluss des atmosphärischen Sauerstoffes und unter Vermeidung hoher Temperaturen zu operiren, denn es muss berücksichtigt werden, dass schon beim Versuche der Isolirung von Stoffen aus lebenden Zellen chemische Metamorphosen eintreten können. So zeigte Bourquelot [3]), dass sich die Natur der in manchen Hutpilzen enthaltenen Zuckerarten in kurzer Zeit nach dem Tode des Organismus verändern kann. Mit dieser Möglichkeit auch in vorliegendem Falle zu rechnen, gebietet das wiederholt erwähnte Verhalten, dass das weisse Mycel von Pilzdecken, welche auf concentrirtem Substrat, besonders 50 % Dextrose, gewachsen sind, beim Trocknen schon bei 50—60° schnell eine hell- bis dunkelbraune Farbe annimmt und caramelartig zu riechen beginnt.

---

1) Boutroux, Annal. d. chimie et d. phys. Bd. 6, p. 21.

2) P. Mayer, Zeitschrift f. physiol. Chemie, 1900, Bd. 29.

3) Bourquelot, Compt. rend. Bd. 111, p. 534.

Zur Untersuchung gelangten nur Pilzdecken, welche auf 50 % Dextrose kultivirt waren, weil sie dank ihrer üppigen Entwickelung die grösste Ausbeute an löslichen Stoffen lieferten. Zur Beschleunigung des Wachsthums und Vermeidung allzureichlicher Sporenbildung war der Kulturflüssigkeit 0,01 % $ZnSO_4$ zugefügt[1]). Das Abspülen der Decken geschah sorgfältigst mit isotonischer $NaNO_3$-Lösung. Die mit Filtrirpapier gut abgetrockneten drei Pilzdecken hatten ein Frischgewicht von 80 g. Das Extrahiren derselben wurde auf kaltem Wege mit destillirtem Wasser durch Zerreiben mit reinem Sande im Mörser bewerkstelligt. Der feine Schlamm wurde auf ein Filter übertragen und der flüssige Antheil mittelst Wasserstrahlpumpe schnell abgesogen. Das Filtrat zeigte eine geringere Veränderung als sonst, ganz war sie nicht zu vermeiden, weil bisher der Luftzutritt nicht zu verhindern war.

Das Gesammtfiltrat wurde nun in einem, durch Wasserstrahlpumpe erzeugten Vacuum unter Anwendung einer 50° nicht überschreitenden Temperatur zur Verdunstung gebracht. Es resultirte ein Extract von weit weniger dunkler Farbe als früher; in demselben liessen sich bereits makroskopisch kleine Inseln von drusiger Beschaffenheit erkennen, die sich bei näherer Prüfung als ein, Fehling'sche Lösung reducirendes Kohlenhydrat erwiesen, neben diesen zeigten sich Krystalle von $NaNO_3$ (aus der isotonischen Abspülung) und solche des quadratischen Systems, wahrscheinlich von Mono- oder Dikaliumphosphat. Die Hauptmasse des Rückstandes aber stellte eine honigdicke homogene Masse dar, zu deren weiteren Prüfung ich die von Dragendorff angegebene Trennungsmethode von Kohlenhydraten und Säuren in ihren Grundzügen verfolgte[2]). Zu diesem Zwecke löste ich den Rückstand in einigen Cubikcentimetern destill. Wasser auf und versetzte mit soviel neutralem Bleiacetat, dass alle dadurch fällbaren Substanzen niedergeschlagen wurden. Nach 24stündigem Stehen wurde abfiltrirt, mit weingeisthaltigem Wasser nachgewaschen und das Filtrat durch Einleiten von H_2S von überschüssigem Blei befreit. Während im Bleiniederschlag die gesammten Säuren enthalten sind, befinden sich im Filtrat davon alle Kohlenhydrate und verwandte indifferente Stoffe. Im Vacuum eingedunstet schieden sich bald braune Flocken ab, es resultirte ein braunes dickflüssiges Extract, welches im

1) Richards, Jahrb. f. wissensch. Botan. 1896, Bd. XXX, p. 665.

2) Dragendorff, l. c., p. 69.

Exsiccator getrocknet ein Gewicht von 11,947 g hatte, und sich damit als der Hauptantheil der gesammten wasserlöslichen Stoffe aus den Pilzdecken documentirte. Bei dem Versuche es aufzulösen schieden sich aus dem trüben Gemische braune Flitter aus, sichtbare Zeichen einer bereits weitgehenden Zersetzung. Vielleicht hatte die Abwesenheit freier Säure diesen Process noch beschleunigt.

Nach diesen Erfahrungen erschien es als eine ziemlich schwierige Aufgabe den fraglichen Stoff mit den gewöhnlichen Hilfsmitteln unzersetzt zu isoliren und seine Qualität zu ermitteln.

Es bedarf jedoch keines Commentars, dass meine diesbezüglichen Experimente nicht den Anspruch auf völlige Erschöpfung der Materie machen können und so ist es nicht ausgeschlossen, dass unter Benutzung grosser Mengen von Material und gleichzeitiger Verwendung geeigneter Apparate für die Untersuchung leicht zerfallender Kohlenhydrate[1]) es gelingen wird, das Ziel zu erreichen.

Für die vorliegenden Studien ist die Beantwortung der rein chemischen Frage von geringerem Interesse, als die allgemein physiologische, wonach der Organismus zufolge einer Reizwirkung durch das concentrirte Aussenmedium Stoffe organischer Natur im erhöhten Maasse producirt, die zu hohen osmotischen Druckleistungen befähigt sind.

Schlussbetrachtungen.

Ueber das Wesen der Accommodationsvorgänge bei Schimmelpilzen, die auf hohen Concentrationen gedeihen, hat sich Eschenhagen im weiteren Sinne ausgesprochen. Nur zum Theil erörtert aber blieb die Frage, auf welche Weise der Organismus seinen Turgor regulirt, d. h. ob die Turgorsteigerung durch Aufnahme des concentrirt dargebotenen Aussenstoffs herbeigeführt wird, oder ob der letztere einen Reiz in der Art ausübt, dass durch Stoffwechselthätigkeit osmotisch wirksame Substanzen producirt werden.

Für concrete Fälle vermochte der genannte Autor bereits nachzuweisen, dass die Turgorregulation nicht durch Aufnahme des Aussenstoffs vermittelt wird. Durch die vorangehenden plasmolytischen Versuche und qualitativen chemischen Analysen der Pilz-

1) Tollens und C. Schulze, Annalen der Chemie, 271, p. 46.

decken wurde diese Thatsache nicht nur für Stoffe wie Na_2SO_4 und $C_6H_{12}O_6$, sondern auch für NaCl und $NaNO_3$ bestätigt. Nur für Glycerin ergaben qualitative und quantitative Bestimmungen, dass sich der Pilz dieses Stoffes zum Ausgleich im Zellinnern bedient, ein Verhalten, das insofern nicht befremdet, als Glycerin in alle Protoplaste z. Th. ziemlich schnell eindringt[1]).

An der Hand einfacher Berechnungen wurde dargelegt, dass nach den Befunden der Nichtaufnahme des Aussenstoffs die osmotische Wirkung desselben in der Kulturflüssigkeit in entsprechender Weise durch Production osmotisch wirkender Substanzen in der Zelle äquilibrirt werden muss. Demgemäss musste der Zellsaft des Pilzes die producirten Stoffe, selbst bei niederem Molekulargewicht derselben, in hoher Concentration gelöst enthalten. In der That stellten sich bei Bestimmung vergleichender Pilzdecken grosse Unterschiede im Gehalt wasserlöslicher Stoffe im Verhältniss zum Wassergehalt heraus. Die Menge der gelösten Stoffe betrug bei Pilzdecken, die auf concentrirten Lösungen gewachsen waren, 6 ½ mal soviel, d. h. die Concentration des Zellsaftes war durchschnittlich 6 ½ mal höher als bei gewöhnlichen Pilzdecken.

Die weitere Fragestellung ging nun dahin, welcher Qualität die osmotisch wirksamen Stoffe sind und es war von vornherein anzunehmen, dass ein specifischer Stoff vorherrschend an der Turgorkraft betheiligt sei. Zur Analyse der Turgorkraft ist bekanntlich die Kenntniss dreier Factoren unerlässlich, a) die gesammte Turgorkraft des Zellsaftes, b) die quantitative chemische Analyse desselben, c) die isotonischen Coëfficienten der einzelnen gelösten Stoffe.

Die gesammte Turgorkraft war unschwer zu ermitteln, sie betrug der Wirkung des Aussenstoffs entsprechend 15—16 Gew.-Proc. $NaNO_3$ plus dem durch Plasmolyse bestimmten Normalturgor von 7 Gew.-Proc. $NaNO_3$, also insgesammt 22—23 Gew.-Proc. $NaNO_3$ oder 26—27 Gew.-Proc. KNO_3. Diese Werthe mit Hinblick auf die gefundene Concentration des Zellsaftes gaben bereits einen gewissen Anhalt für die Bestimmung der Molekulargrösse des fraglichen osmotisch wirksamen Stoffes.

Zunächst war das Verhältniss zwischen anorganischem und organischem Antheil im Wasserauszug der Pilzdecken festzustellen.

1) De Vries, Ueber den isoton. Coefficienten des Glycerins. Botan. Ztg. 1888, No. 15. — Klebs, Beiträge z. Physiol. d. Pflanzenzelle, Bericht d. botan. Gesellsch. 1887, Bd. 5.

Die zu diesem Zwecke vorgenommenen Aschenbestimmungen ergaben einen nur unwesentlichen Mehrgehalt an Asche, sodass demnach eine Betheiligung der Aschensalze für die Zunahme osmotischer Leistung nur unwesentlich in Betracht kommt. Auch an Kali gebundene organische Säuren, welche sich in einer erhöhten Alkalität der Asche geltend machen mussten, sind ausgeschlossen. Demnach scheinen zur Hauptsache Stoffe rein organischer Natur in Frage zu kommen. Ihr Antheil berechnet sich auf mehr als 90 % der gesammten Turgorkraft. Unter der Annahme, dass der organische Antheil eine einheitliche Verbindung repräsentirt, ergiebt sich mit Rücksicht auf die Höhe seiner osmotischen Leistung in der Zelle (= 26 % KNO_3), dass er etwa eine Molekulargrösse wie Glycerin besitzen müsste. Ohne ausschliesslich auf Stoffe von so hoher osmotischer Leistung zu fussen, wurde für fernere Orientirungen über die Qualität des fraglichen Stoffes die chemische Analyse durch Gruppenausscheidung eingeschlagen.

Waren Kalisalze organischer Säuren durch die Aschenbestimmungen bereits ausgeschlossen, so bedurfte es ergänzend dazu der Prüfung auf Ammoniumsalze derselben, ferner auf freie nicht flüchtige und flüchtige Säuren und Ester. Diesbezügliche Einzel- und Gesammtbestimmungen führten im wesentlichen zu negativen Befunden, es dürften demnach Säuren und deren Verbindungen keinen erheblichen Antheil an der Turgorkraft nehmen. Auch Stickstoffverbindungen, für deren Entstehung im Organismus das von aussen zugeführte Ammonnitrat als Ausgangsmaterial dienen konnte, sind, wie mehrere Gesammtstickstoffbestimmungen der verschiedenen Pilzdecken ergaben, nicht wesentlich an der Zunahme osmotischer Substanz betheiligt.

Damit war die Frage soweit eingeengt, dass nur noch die allerdings umfangreiche Gruppe der Kohlenhydrate und von Einzelstoffen vielleicht Glycerin und Mannit zur Berücksichtigung übrig blieb. Zu diesem Zwecke wurde einerseits der Gehalt an direct reducirenden, andrerseits an spaltbaren Kohlenhydraten nach erfolgter Inversion auf titrimetrischem Wege bestimmt. Auch hier waren in beiden Fällen die gefundenen Quantitäten viel zu gering, als dass ihnen ein wesentlicher Antheil der Turgorkraft zukommen konnte.

Abgesehen von Pilzdecken, die auf Glycerinlösung gewachsen waren, konnte in keinem Falle Glycerin und Mannit in wägbaren Mengen isolirt werden.

Somit war mit den gewöhnlichen Hilfsmitteln die Qualität des hauptsächlich osmotisch wirksamen Stoffes nicht näher zu präcisiren. Auch Versuche, die mit Rücksicht auf eine eventuelle leichte Zersetzlichkeit in geeigneter Weise vorgenommen wurden, ergaben keinen positiven Erfolg. Gewisse Veränderungen in Farbe und Geruch (Caramel), wie sie sich bei Pilzdecken, die auf Concentrationen gewachsen waren, beim Trocknen bei relativ niederen Temperaturen (50—60°) auffällig bemerkbar machten, deuten darauf hin, dass vielleicht durch die Einwirkung des atmosphärischen Sauerstoffs schnelle Zersetzungen im Spiele sein mögen. Im Hinblick auf die ausgeschlossenen übrigen Gruppen von Verbindungen dürfte die Annahme, dass ein leicht zerfallendes Kohlenhydrat, vielleicht ein intermediäres Oxydationsprodukt der von aussen zugeführten Dextrose vorliegt, nicht ohne Berechtigung ausgesprochen werden.

Für das Wesen der Sache ist die specielle Frage nach der Qualität des Stoffes von geringerer Bedeutung als die allgemeine physiologische Thatsache, dass sich der Organismus für die Regulirung des Turgors beim Wachsthum auf hohen Concentrationen nicht der Aussenstoffe bedient, dass er vielmehr mit Hilfe der in der Kulturlösung enthaltenen Nährstoffe in regulatorischer Weise hoch osmotisch wirksame Stoffe organischer Natur selbst producirt.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit denen, welche sich bei der Untersuchung von Phanerogamen[1]) herausgestellt haben, so sind gewisse Uebereinstimmungen in der Regulation des Turgors beim Wachsen auf concentrirten Lösungen vorhanden. Auch bei diesen wirken grössere Mengen der dargebotenen chemischen Verbindung insofern reizend auf die Protoplasmathätigkeit, als eine Aenderung im Stoffwechsel eintritt. Die Menge osmotischer Substanz an sich eventuell in Bindung mit Zersetzungsprodukten der zugeführten Salze wird vermehrt. Demgemäss zeigt der Turgor bei sistirter Kohlensäure-Assimilation niedrigere Werthe.

Nach diesen Erfahrungen ergiebt sich als Schlussfolgerung und in Bestätigung früherer Beobachtungen, dass für das Wachsen im allgemeinen die regulatorische Production und Lenkung osmotisch wirksamer Substanzen von hoher Bedeutung ist[1]). Zu solchen Turgorregulationen sind alle Pflanzen befähigt, wenn auch nicht alle in gleichem Grade, und für den speciellen Fall bei Schimmel-

1) Stange, l. c., 1892.

pilzen vermag der Organismus seinen Turgordruck in ungewöhnlichem Maasse zu steigern. Die regulatorische Steigerung der Arbeitsleistung kann aber in Organismen, wie in Mechanismen, immer nur bis zu einem endlich begrenzten Werthe steigen und so ist es mit zunehmendem Widerstand schliesslich nur durch Verlangsamung der Bewegung möglich, dass die in der Zeiteinheit disponible Energie die Summe der zu leistenden Arbeit zu bewältigen vermag[1]. Auch beim verlangsamten Wachsen von Schimmelpilzen auf hohen Concentrationen wirkt das umgebende Medium wie ein mechanisches Hemmniss, das der Pilz zu überwinden hat.

Dieser Widerstand ist aber gleichzeitig der auslösende Reiz für die Production osmotisch wirksamer Stoffe, welche die Druckentwickelung vermitteln. Mit der Höhe der Concentration steigt dabei das Maass der Turgorsteigerung, bis schliesslich mit einem Grenzwerth auch die Production osmotischer Stoffe nicht mehr ausreicht und damit die Accommodationsfähigkeit aufhört.

In gleicher Weise wie bei Wachsthumshemmungen zur constanten Erhaltung des Turgors eine regulatorische Production osmotisch wirksamer Substanzen erforderlich ist, geschieht dies auch bei wachsenden, d. h. an Volumen zunehmenden Zellen[3]. So arbeiten die Pflanzen in trefflicher Weise regulatorisch, indem sie den Bedürfnissen entsprechend die Ausgiebigkeit des Stoffwechsels und Kraftwechsels modificiren.

Vorliegende Arbeit wurde im Laufe des S.-S. 1900 und W.-S. 1900/1901 am botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht Herrn Geheimrath Prof. Dr. Pfeffer für die gütige Ueberweisung der Arbeit und stete Förderung meiner Studien auch an dieser Stelle aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso danke ich dem I. Assistenten Herrn Dr. Klemm für das allzeit bereitwillige, liebenswürdige Entgegenkommen.

1) Pfeffer, Physiologie 1897, Bd. I, p. 517.
2) Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistung durch wachs. Pflanzen, 1893, p. 336.
3) Pfeffer, „ „ „ „ „ „ „ p. 303.

Ueber
die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluss äusserer Bedingungen auf ihr Wachsthum.

Von

Georg Bitter.

Mit Tafel VII—XIII und 9 Textfiguren.

Einleitung.

Den Ausgangspunkt für die vorliegende Untersuchung bildeten vor etwa zwei Jahren einige Beobachtungen über das verschiedene Verhalten mancher Flechten, je nachdem sie auf horizontalem oder auf verticalem Substrat wachsen. Im Anschluss daran wurde eine Prüfung der Formveränderungen durch den Standort unternommen. Es stellte sich aber bald heraus, dass ohne eine systematische Durcharbeitung verschiedener von den untersuchten Formen keine Aufklärung über ihr Verhalten unter verschiedenen äusseren Bedingungen zu erlangen sei.

Der Versuch, diese beiden differenten Themata in eine einzige Arbeit zusammen zu schweissen, erwies sich jedoch als nicht durchführbar, sollte nicht die Uebersichtlichkeit verloren gehen. Auch aus äusseren Gründen empfahl sich die unabhängige Veröffentlichung der systematischen Ergebnisse an anderer Stelle[1]).

Zwar sind die Laub- und Strauchflechten in mancher Hinsicht nicht gerade Objecte, die sich zu experimentellen Untersuchungen

---

1) Ueber das in der vorliegenden und in der sie ergänzenden morphologisch-systematischen Untersuchung verarbeitete Material vergl. die Einleitung zu dieser letzteren („Zur Morphologie und Systematik von *Parmelia*, Untergattung *Hypogymnia* in „*Hedwigia*", Bd. XL, 1901, p. 171). Dort sind auch die Forscher dankend erwähnt, die mich in so liebenswürdiger Weise bei der Beschaffung desselben unterstützt haben. An dieser Stelle möchte ich noch besonders Herrn Prof. Zopf für die mannigfache Anregung auf diesem ja auch ihm so vertrauten Gebiete meinen Dank aussprechen.



eignen. Ihr im Vergleich zu den gewöhnlichen physiologischen Versuchspflanzen sehr langsames Wachsthum, ferner der Umstand, dass sie, wenigstens in den meisten Fällen, schon im Freien unter den schädlichen Einflüssen der Nähe von Städten kränkeln, lassen ein erfolgreiches Experimentiren mit ihnen vorerst als nicht möglich erscheinen. Es bleibt uns daher zur Lösung unserer Probleme nur die Untersuchung der von der Natur gebotenen Objecte übrig: die vergleichende Betrachtung derselben Form unter den verschiedenen äusseren Bedingungen. Wenigstens für manche Fragen vermag ja auch dieser Weg die nöthige Sicherheit zu geben.

I. Ueber das Verhalten einiger Laubflechten je nach der verschiedenen Orientirung des Substrates zum Horizont.

1. *Parmelia physodes.*

Trotz der auffälligen Unterschiede, durch welche der sich auf horizontaler Unterlage ausbreitende Thallus der *Parmelia physodes* von dem auf mehr oder weniger geneigtem Substrat abweicht, habe ich in keinem lichenologischen Werke darüber Angaben finden können. Da uns die genaue Feststellung dieser Verhältnisse einen Einblick in manche biologischen Eigenthümlichkeiten der Flechte gewährt, so seien sie hier ausführlich behandelt.

Vorweg bemerken will ich noch, dass die in diesem Kapitel zu besprechenden Erscheinungen in voller Klarheit nur an solchen Orten zu beobachten sind, wo die Pflanzen nicht unter dem schädigenden Einflusse der menschlichen Thätigkeit stehen.

Um die Unterschiede der horizontalen und der verticalen Stellung vergleichen zu können, empfiehlt es sich, die obere und die Seitenflächen von Grabsteinen oder die Kappe und die Wände von Mauern und Planken, die mit *P. physodes* besiedelt sind, zu studiren. Diese meist ziemlich glatten und wenig veränderlichen Substrate verdienen den Vorzug vor Baumstämmen mit ihrer meist rissigen Oberfläche und ihren durch das Dickenwachsthum bewirkten Veränderungen.

a) Ueber das Wachsthum der *P. physodes* auf horizontalem Substrat.

Wir beginnen mit dem Wachsthum auf wagerechter Unterlage, weil bei diesem die radiäre Symmetrie des Thallus erhalten bleibt.

Der kreisförmige Rand wächst nach allen Seiten gleichmässig vegetativ weiter (Taf. VII, Fig. 1). Dies erscheint verständlich, da, solange er sich auf einer horizontalen Platte ausbreitet, in allen Radien die gleichen Bedingungen bestehen bleiben. So kommen im Laufe der Zeit manchmal ansehnliche Kreise zu Stande, deren Ausgangspunkt genau im Centrum des Gesammtthallus liegt.

Der Rand besteht bei ausreichender Lichtintensität aus dicht zusammenschliessenden radiär gerichteten Lappen, die an ihren Seiten miteinander verwachsen. Ein Vergleich mit der placodiumartigen[1]) Ausbreitung anderer Flechten drängt sich unwillkürlich auf.

Wegen der meist innigen, seitlichen Vereinigung benachbarter Lappen mit einander ist es zwar möglich, dass sie oder ihre Auszweigungen sich etwas gegeneinander emporbiegen, jedoch findet es deshalb nur selten statt, dass ein Lappen seinen Nachbarn überdeckt. Jedem Randlappen bleibt auf diese Weise ein ziemlich gleicher Antheil am Licht und an Fläche zur Ausbreitung gewährt.

Die seitlichen Auszweigungen der in den Radien fortwachsenden Randlappen bleiben meist kurz und nicht selten fällt es auf, dass die sich gegenüberstehenden, seitlichen Sprosse benachbarter, grösserer Lappen sich ineinander verschränken, wie es die Finger der beiden Hände vermögen: die Grenze der Raum- und Lichtausnutzung für einen laubartigen Thallus ohne Beeinträchtigung älterer Theile durch jüngere.

Untersuchen wir nun die Bildung des gemeinschaftlichen Fortpflanzungsorgans für das Consortium, des Sorals[2]). Im Vergleich zu dem in diesem Capitel unter b) zu besprechenden Verhalten von Individuen, die an verticalen Substraten wachsen, fällt sofort die geringere Neigung der horizontal sich ausbreitenden Thalli zur Soralbildung auf. Während bei jenen schon bei einem Durchmesser von wenigen Centimetern die nach unten gerichteten Lappen zur Soredienproduction aufreissen, lassen sich erst bei grösseren und

1) Dass Ruhland in seiner Dissertation: „Untersuchungen zu einer Morphologie der stromabildenden Sphaeriales" (Hedwigia 1899) für die Umgebung der Perithecien-Ausmündungen (= Scheibe, Discus) den Ausdruck „Placodium" eingeführt hat, kann uns nicht hindern, bei diesem Namen einer altbekannten Flechtengattung wie früher auch fernerhin an eine bestimmte Anordnung der Thalluslappen zu denken, die bei dieser Gattung besonders häufig vorkommt, sodass sie als Prototyp für ähnliche Fälle aus anderen Flechtengruppen gelten kann: placodines Randwachsthum, Placodium-Typus.

2) Ueber die morphologischen und anatomischen Verhältnisse des „Lippensorals" der *P. physodes* vergl. p. 184 der morphol.-systematischen Arbeit in der „Hedwigia".



zugleich wohl auch älteren, wagerecht wachsenden Thallomen Sorallappen nachweisen. Auch in der Intensität der Soredienentwickelung besteht ein Unterschied. Die erst an ziemlich ausgedehnten Exemplaren in grösserer Zahl auftretenden Sorallappen haben meist zusammengekrümmte und wenig ausgedehnte Soredienbrutstätten an ihren Enden. Am auffälligsten ist jedenfalls die sogleich unter b) noch besonders zu würdigende Eigenschaft horizontaler Thalli, dass die Randlappen selbst nicht sorediös aufbrechen, sondern dass dies den weiter rückwärts, dem Centrum etwas näher gelegenen Seitenlappen vorbehalten bleibt (Taf. VII, Fig. 1).

b) Ueber das Wachsthum der *P. physodes* auf senkrechtem Substrat.

Mit dem Aufbrechen der Spitze eines Lappens oder was dasselbe ist, mit seiner Umwandlung zum Träger eines endständigen Soredienhaufens ist naturgemäss seinem terminalen Wachsthum ein Ziel gesetzt. Hierdurch erklärt sich der Mangel einer wirklichen radialen Symmetrie, den der Thallus der *P. physodes* an senkrechten Mauerwänden und an Baumstämmen erkennen lässt. Die primär nach unten gerichteten Lappen sind die ersten, welche zur Soralbildung übergehen und da ein Vorbeiwachsen jüngerer Zweige an ihrem Ursprungslappen nicht stattfindet, auch sie vielmehr frühzeitig an ihrer Spitze aufbrechen, so kann eine weitere Ausdehnung des Thallus nach dieser Richtung hin nicht eintreten: sein ganzes Ausdehnungsbestreben geht nach oben und nach den Seiten. Dass auf diese Weise also trotzdem nicht selten annähernd kreisrunde Thalli entstehen können, ist leicht einzusehen. Aber sie sind nicht durch gleichmässig radiäres Wachsthum von ihrem gegenwärtigen geometrischen Centrum aus gebildet, sie besitzen keine radiale Symmetrie: ausser den erwähnten, primär nach unten gerichteten Lappen, deren Spitzen frühzeitig zu Soralen werden, sind auch die höher, sogar oberhalb des primären Thalluscentrums gelegenen soralbildenden Lappen mit seltenen Ausnahmen nach unten gekehrt, während die überwiegende Zahl der weiter wachsenden, noch geschlossenen Lappen sich in die verschiedenen Richtungen des oberen zenithwärts gelegenen Halbkreises theilt.

Wir haben nunmehr genauer festzustellen, in welcher Reihenfolge die Lappen auf senkrechtem Substrat der Soralbildung verfallen und damit eine Beendigung ihrer bisherigen vegetativen

Wachsthumsthätigkeit erfahren. Wie bereits früher erwähnt, wandeln sich stets die schon von Anfang an nach unten gerichteten Lappen mit ihren Verzweigungen an ihren Enden zuerst in Soralträger um. Dann folgen diejenigen Auszweigungen der nach den Seiten gerichteten Lappen, die nach der Erdseite gebildet worden sind. Sicherlich ist es eine auf den ersten Blick auffallende Erscheinung, dass von den Seitenzweigen eines solchen oft beinahe schon zenithwärts gerichteten Lappens fast immer nur die auf der Bodenseite entspringenden Zweige sich zur Soralbildung anschicken und oft ziemlich merkliche Krümmungen ausführen, um die für das geöffnete Soral angemessene Orientirung zu erreichen. Besonders in Fig. 2, Taf. VII und an dem oberen Thallus in Fig. 7, Taf. VII lassen sich verschiedene Belege für unsere Behauptungen entdecken, auch die Fig. 3, 6 und 8, Taf. VII liefern wenn auch in der Reproduction weniger augenfällige Bestätigungen dafür.

Vielleicht hängt diese Erscheinung mit der stärkeren Feuchtigkeit zusammen, welche die nach abwärts gekehrten Theile eines Lappens auf senkrechtem Substrate im Verhältniss zu den darüber gelegenen geniessen. Es ist bekannt, einen wie grossen Einfluss gerade die Feuchtigkeit auf die Soredienproduction der Flechten ausübt. Es ist daher sehr wohl möglich, dass sie auch in diesem und in anderen später zu behandelnden Fällen dahin wirkt, dass diejenigen Stellen des Thallus, welche durch ihre Lage nothwendiger Weise länger als die übrigen die Feuchtigkeit zu halten im Stande sind, zur Erzeugung von Soredien veranlasst werden.

Die Krümmungen, welche die zur Soralbildung bestimmten Lappen ausführen, sind bisweilen sehr auffällig, besonders an den kurzen Seitenzweigen derjenigen Lappen, die mehr oder weniger senkrecht nach oben gerichtet sind. Diese kurzen Seitentriebe, für die kein Platz zur Festheftung am Substrat mehr übrig ist, da die Hauptlappen und ihre Aeste bereits placodium-artig geschlossen dasselbe bedecken, sind offenbar durch ihre Stellung im System der Thallusverzweigungen zur Soralbildung bestimmt. Nahe an ihrer Basis gehen sie aus ihrer ursprünglichen Richtung (schräg nach oben) bisweilen unter scharfer Kniebildung zu der Orientirung über, welche soredienproducirende Lappen bei *P. physodes* einzunehmen pflegen, sodass die Oeffnung ihrer aufgesprungenen Spitze nach abwärts sieht.

Ob dieses Herunterkrümmen der Sorallappen irgend einer Art von Tropismus zuzuschreiben sei, lässt sich, da die Pflanze dem

Experiment wohl kaum zugänglich ist, nicht mit Sicherheit feststellen. Da die Lappen sich an wagerechten Zweigen mehr oder weniger in die Horizontale einstellen, so ist weder an negativen Heliotropismus noch an positiven Geotropismus zu denken[1]).

Möglicherweise spielt auch hierbei die Feuchtigkeit eine richtunggebende Rolle, indem das Wachsthum des zur Soralbildung bestimmten Lappens durch sie nach unten abgelenkt wird.

Sehen wir uns nun betreffs der Horizontalstellung des Sorales selbst nach Vergleichsobjecten um, so fallen vor allem verschiedene Abtheilungen der Hymenomyceten in die Augen, die Thelephoreen, Polyporeen und Agaricineen, welche ihre Fruchtkörper stets so ausbilden, dass die sporenerzeugenden Gewebetheile nach unten gekehrt sind. Für diese Pilze ist festgestellt, dass die Anordnung ihrer Fruchtkörper die diageotropische Reizbarkeit derselben zur Ursache hat. Sollte bei der horizontalen Orientirung des sorediénerzeugenden Lappenendes unserer Flechte nicht das gleiche Phänomen vorliegen? Auf jeden Fall lässt sich in dem Verhalten der Sorallappen von *Physodes* kaum etwas nachweisen, das einer solchen Auffassung widerspräche. Unterstützt wird sie ausser durch die Horizontalstellung der frei in die Luft ragenden Sorallappen an den wagerechten, dünnen Aesten der Bäume besonders auch durch das Aussehen der an den senkrechten Stämmen erwachsenen Exemplare: Die typisch ausgebildeten soraltragenden Lappenenden stehen wagerecht oder sind wenigstens stärker aufgerichtet als im rein vegetativen Zustande, wo sie sich — auch wenn sie abwärts wachsen

1) Nahe gelegt könnte eine Beantwortung der Frage vom teleologischen Standpunkt erscheinen, womit natürlich die Analyse der dabei in Betracht kommenden physiologischen Vorgänge nicht unnöthig gemacht wird. Man könnte nämlich in diesem Nachuntenkehren der Oeffnung eine Schutzvorrichtung gegen die doch hauptsächlich von oben her kommende Feuchtigkeit sehen, durch welche ein Lappen mit einer nach oben gerichteten Oeffnung seiner centralen Röhre offenbar geschädigt werden könnte. Doch möchte ich auf diese Interpretation kein allzugrosses Gewicht legen, da sich ein sicherer Beweis dafür nicht erbringen lässt. Es ist auf lichenologischem Gebiete gerade genug gesündigt worden in Zweckmässigkeitsdeutungen, deren Unrichtigkeit sich bei genauerer Prüfung herausgestellt hat, als dass ich Lust verspüren könnte, mich meinen Vorgängern mit unsicheren Angaben an die Seite zu stellen (man denke an die vielfach willkürlichen Darlegungen Zukal's in seinen Flechtenstudien, vergl. ferner meine Kritik der Reinke'schen Vorstellungen über die netzförmigen Vertiefungen bei Sticta, Festschrift für Schwendener p. 145, 2. Absatz der Anmerkung). Uebrigens wird durch das Einrollen der Soralfläche (siehe morph.-system. Arbeit in der Hedwigia p. 188) bei Zutritt von Feuchtigkeit wohl schon ein genügender Verschluss der Röhre erzielt.

— mehr oder weniger dicht dem Substrat anschmiegen. Es sei ausdrücklich hervorgehoben, dass uns hier nur die Orientirung der aufgesprungenen Lappenenden angeht, die Richtung der Lappen selber kann dabei eine sehr verschiedene sein. Es werden ja allerdings in vielen Fällen schon die weiter zurückliegenden Theile eines zur Soralbildung bestimmten Lappens die oben beschriebenen Richtungsänderungen ausführen, jedoch tritt dies keineswegs immer so ausgeprägt hervor, wie es oben für besonders auffällige Beispiele geschildert worden ist. Ob nun durch frühere Krümmungen des (beispielsweise ursprünglich aufwärts gerichteten) Lappens erleichtert oder nicht, die Ausbreitung in der Horizontalen wird von der Soralmanschette mehr oder weniger fast immer erreicht.

Dass besonders an der unregelmässig rissigen Borke alleinstehender Bäume bisweilen Ausnahmen von dieser Regel zu beobachten sind, darf nicht verschwiegen werden. Vielleicht spielen dabei die Unbilden der Witterung eine Rolle, jedoch mögen auch nicht controllirbare Einflüsse während der ontogenetischen Entwickelung des betr. Lappens dabei in Betracht kommen, trifft man doch bisweilen an Chausseebäumen dicht neben Exemplaren, bei denen einzelne Sorallappen ihre Oeffnung nach oben kehren, andere Thalli, deren Soralanordnung durchaus dem für das Wachsthum der Flechte auf senkrechtem Substrate geschilderten typischen Schema entspricht. Die seltenen Ausnahmen vermögen unsere an vielen Hunderten von Exemplaren gewonnenen Ergebnisse nicht zu erschüttern. Hoffentlich erfahren auch sie mit der Zeit eine zuverlässige Deutung.

In der Art des Aufreissens ihrer Spitzen zum Soral weichen die unteren Lappen der auf senkrechten Substraten (Baumstämmen etc.) wachsenden Thalli von den in den oberen Theilen befindlichen soralbildenden Lappen häufig etwas, aber doch deutlich erkennbar ab. Dies hängt mit der verschiedenen Orientirung der Lappen auf der Fläche zusammen. Die unteren Lappen sind schon von vornherein mit ihrer Soralfläche nach unten gekehrt, viele der seitlichen vermögen sich selbst in den oberen Theilen des Thallus durch mehr oder weniger scharfe Krümmungen in eine entsprechende Lage zu bringen. Anders ist es, wenn die äussersten oberen Spitzen des Thallus sich zur Soralbildung anschicken. Sie sind, wie an anderer Stelle näher ausgeführt wird, an ihren terminalen Theilen, wenigstens häufig, mit einem bald mehr, bald weniger ausgedehnten gonidienführenden Cylinder umgeben, woraus schon ersichtlich ist, dass der

Riss an der Spitze wohl kaum so entstehen kann, wie dort, wo er sich genau an der Grenze zwischen der gonidienbevölkerten Oberseite und der braunen, gonidienlosen Unterseite bildet. Wir werden erst im folgenden Capitel genauer sehen, wodurch diese Verschiedenheit bedingt wird, hier sollte im Anschluss an die Besprechung der Lappenkrümmungen nur kurz auf sie hingewiesen werden.

2. Die übrigen soraltragenden Mitglieder des Subgenus *Hypogymnia* und *Menegazzia terebrata*.

Würde die Species *P. physodes* in dem von den meisten Autoren gewünschten Umfange zu Recht bestehen, so hätten wir es mit einer der interessantesten Flechtenarten zu thun. Denn eine solche Mannigfaltigkeit der Form, besonders aber so erhebliche Differenzen in Betreff der Ausbildungsstätten für die Vermehrungsorgane des Consortiums, die Soredien, sind mir wenigstens von keiner anderen Flechte bekannt. Es hat sich jedoch nach genauerer Untersuchung ergeben, dass die von Nylander in seinen späteren Schriften durchgeführte Trennung der Hypogymnien des *P. physodes*-Kreises in mehrere Arten volle Berechtigung hat, wenngleich man über die Gliederung selbst anderer Meinung sein kann als dieser hervorragende Formenkenner. Ueber diese Frage giebt meine morphologische und systematische Ziele verfolgende Arbeit in der „Hedwigia“ Aufschluss. Hier interessirt uns nur das Verhalten der betreffenden Flechten bei verschiedener Orientirung des Substrates.

In dieser Hinsicht besteht eine grosse Uebereinstimmung dieser anderen Hypogymnien mit *P. physodes.* Nicht bloss *P. vittata,* die wir wegen ihrer Aehnlichkeit in der Soralbildung mit *P. physodes* in die Abtheilung: *Labrose-soraliferae* zusammengestellt haben, sondern auch die *Capitate-soraliferae: P. tubulosa* (Fig. 9, Taf. VII) und *P. obscurata* (Taf. XII, Fig. 56) zeigen die Abwärtskrümmung der an ihrem Ende soraltragenden Lappen auf verticalem Substrat in unverkennbarer Deutlichkeit.

Bei *P. vittata* ist in dieser Orientirung zwischen den vegetativ nach oben wachsenden Lappen und den herabgekrümmten Soralträgern besonders ein Unterschied in der Breite zu erkennen, der allerdings auch bei *P. physodes* häufig, aber nicht immer so extrem hervortritt. Die an ihrer Spitze in Sorale ausgehenden Lappen sind nämlich erheblich schmäler und gestreckter als die vegetativen

nach oben gerichteten. Besonders im Halbschatten an nicht zu trockenen Orten ist dies verschiedene Verhalten oft sehr frappant: die vegetativen, dichter verzweigten, oft mit zahlreichen Adventivästchen versehenen oberen Randlappen sind 2—3, an den Gabelungsstellen sogar bis 4 mm breit, die schliesslich in Sorale endigenden Lappen dagegen tragen wenig oder gar keine Adventivästchen, sie erscheinen durch die intercalare Streckung mit nur wenigen Hauptverästelungen versehen und sind meist nur einen Millimeter breit, bisweilen sogar noch darunter[1]). Sie gehen vielfach aus den von vorne herein schmalen Adventivästchen der breiteren Hauptlappen hervor, ebenso häufig aber verdanken sie auch zurückgebliebenen Primärverästelungen dieser Lappen ihren Ursprung.

Auch bei *P. tubulosa* (Fig. 9, Taf. VII) und *obscurata* finden wir die weitere Consequenz des Abwärtswachsens sämmtlicher Sorallappen ebenso wie bei *P. physodes* und *vittata* gezogen. Da die nach unten gewachsenen, ursprünglich vegetativen Randlappen im Laufe der Zeit fast sämmtlich zu Soralträgern werden (nur spärlich trifft man noch vegetative Lappen am unteren Rande unter dem ursprünglichen Thalluscentrum), so ist auch hier bei älteren Thallomen das weitere vegetative Wachsthum meist auf den oberen Halb- oder Dreiviertelkreis beschränkt.

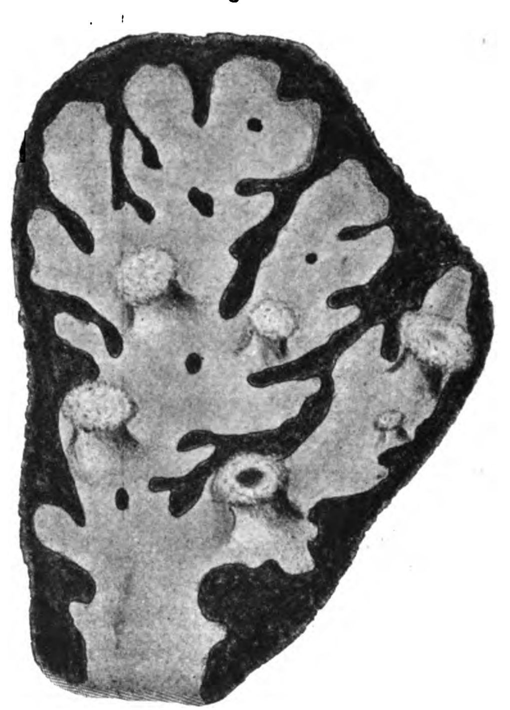
Besonders lehrreich waren für mich in dieser Hinsicht die riesigen Individuen, zu denen die *forma glauca* der *P. obscurata* an alten Tannenstämmen in den Alpen heranzuwachsen vermag. Sie bildeten ein vielleicht 10—15 cm hohes, aber 40 cm und darüber breites, den Stamm umfassendes Band, dessen wachsthumsfähige Lappen fast alle den oberen Rand des Thallus einnahmen während sein unterer Rand von den noch nicht abgefallenen Resten alter, theilweise schon abgestorbener Sorallappen umsäumt wurde (Fig. 56, Taf. XII). Dass in diesen zum Theil frei gewordenen Raum manchmal jugendliche, vegetative Seitensprosse des alten Thallus hineinwachsen, erscheint kaum hervorhebenswerth.

---

1) Es ist vielleicht von Interesse, darauf hinzuweisen, dass auch sonst unter den Flechten Breitendifferenzen zwischen den rein vegetativen und den der Fortpflanzung des Consortiums dienenden Lappen bestehen. So ist z. B. auch die *P. subphysodes* in ähnlicher Weise „dimorph“. Bevor mir die Identität der australasiatischen Pflanze mit der chilenischen gesichert erschien, hatte ich die Absicht, die letztere *P. heteroclada* zu nennen.

Hinzuweisen wäre nunmehr noch auf das Verhalten der *P. farinacea var. obscurascens* (siehe die systematische Arbeit in der „Hedwigia"). Selbst bei dieser Flechte, welche für unsere gegenwärtige Betrachtung doch schon nicht mehr ganz in den soeben behandelten Artenkreis hineinpasst, da ihre Soredien, resp. Isidien mehr diffus auf der Lappenoberfläche gebildet werden, lässt sich eine gleiche Beeinflussung der unteren Thallustheile an senkrechten Substraten feststellen wie bei den vorigen. Auch hier bildet die Mehrzahl der nach unten gerichteten Lappen Soredien oder auch die feinen, später zu Soredien aufbrechenden Mikroisidien, welche für diese Form charakteristisch sind. Da die Bildung derselben am unteren Lappenrande anhebt, so ist es verständlich, dass diese Thallustheile sich nicht mehr weiter vegetativ ausbreiten. Der obere Rand fährt dagegen gleichmässig mit seinem vegetativen Wachsthum fort. Daher die auffallend excentrische Lage des ursprünglichen Ausgangspunktes bei Individuen, wie den in Fig. 32, Taf. IX und Fig. 38, Taf. X dargestellten; für die Anordnung der Soredien an schräg aufwärts gerichteten Lappen auf senkrechtem Substrat ist instructiv die Textfig. 2B in der systematischen Arbeit. Da alle diese Flechten mit *P. physodes* in ihrem Verhalten auf verticalem Substrat übereinstimmen, so ist auch wohl

Figur 1.



Menegazzia terebrata.

Segment eines Thallus mit mehreren Perforationen und mit Soralen in verschiedenen Stadien. Das unterste Soral rechts zeigt im Centrum den Beginn einer Durchbrechung. Diese Figur ist nach einer Kohlezeichnung des Herrn Prof. Zopf von mir auf Kornpapier copirt. Ungefähr $\frac{8}{1}$.

bei ihnen dieselbe Ursache dafür anzunehmen, nämlich der ungleiche Feuchtigkeitsgenuss der oberen und der unteren Partien desselben Thallus.

Menegazzia weicht von den Hypogymnien in unserer engeren Fassung (siehe meine systematische Arbeit in der „Hedwigia" p. 172) betreffs der Stellung ihrer Sorale von vorne herein insofern beträchtlich ab, als ihre kurzen Soralträger nicht, wie gewöhnliche vegetative Lappen, seitlichen Ursprunges sind, sondern mitten auf der Thallusoberfläche entspringen. Nur jene Seitenlappen, welche, eingeschlossen in dem für diese Flechte charakteristischen, besonders dichten, placodiumartigen Gefüge des Thallus, kein weiteres vegetatives Wachsthum zeigen[1]), tragen terminale, meist aber doch noch ein wenig subterminale Sorale, die gewöhnlich auch noch auf einem wenn auch niedrigen Sockel stehen (Textfig. 1). Die Länge der oberflächlich oft zu mehreren dicht bei einander auf den an ihrer Spitze noch vegetativ weiter wachsenden Lappen entspringenden Soral-„sockel" ist ziemlich verschieden, ohne dass ich bis jetzt anzugeben vermag, welche äusseren Umstände diese Mannigfaltigkeit an unserer Flechte hervortreten lassen. Meist sind sie niedrig und man wird daher in den meisten Fällen keine Lageveränderung an den Soralen von Exemplaren, die auf verticalem Substrat erwachsen sind, beobachten können (Fig. 33, Taf. X). In einzelnen Fällen habe ich jedoch auch an dieser Flechte eine Erscheinung bemerkt, die in das hier behandelte Gebiet gehört. Die etwas höheren Soralsockel, die man deshalb wohl schon eher als Sorallappen bezeichnen konnte, hatten sich auf senkrechter Unterlage deutlich nach unten gekrümmt, so dass die weissen Soralköpfe dadurch um 90° aus ihrer gewöhnlichen Lage verschoben waren (Fig. 36, Taf. X).

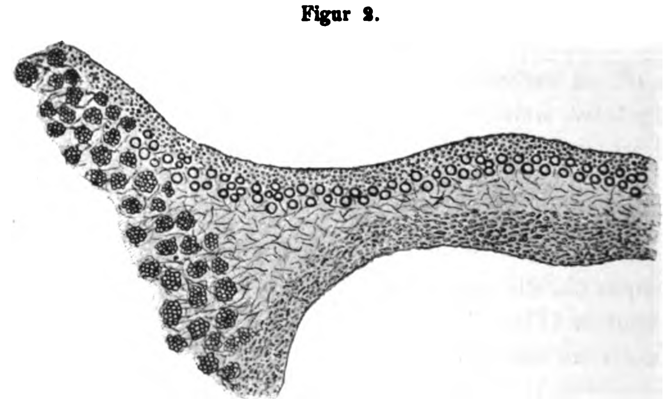
3. *Physcia ascendens* n. sp., *Ph. tenella* Scop. Nyl., im engeren Sinne: Bitter und *Ph. speciosa* (Wulf.) Nyl.

Wie zu erwarten war, sind auch in anderen Flechtenabtheilungen lippen- oder helmförmig aufreissende Terminalsorale stets mit ihrer Oeffnung nach unten gekehrt. Die in der Ueberschrift genannten beiden Angehörigen der *Ph. stellaris*-Gruppe,

1) Gerade auf diesen Lappen sind die Sorale fast immer anzutreffen, auf den ungehindert vegetativ weiter wachsenden und sich verzweigenden Lappen sind sie im grossen und ganzen seltener (Textfigur 1).

ascendens und *tenella*, welche wir bereits in einer Anmerkung in der systematischen Arbeit (Hedwigia XL, p. 174), als *Labrose-soraliferae* von den *Capitate-soraliferae (Ph. caesia)* und den Insorediaten, wozu die meisten übrigen mir bekannten Stellares gehören würden, getrennt haben, entsprechen in ihrem Verhalten auf verticalem Substrat so sehr den aus dem Vorhergehenden von *Parmelia physodes* und Verwandten her uns vertrauten Erscheinungen, dass wir uns mit einem kurzen Hinweis auf das dort Gesagte begnügen können. Diese beiden Physcien richten die an ihrer Spitze geöffneten Lappen fast stets so, dass der Hohlraum von oben durch den äussersten Theil der Oberseite des Zweiges überdacht

Figur 2.



Physcia tenella.
Lappen mit endständigem Soral. Längsschnitt.

erscheint: man sieht also von unten fast nur in die Soralöffnungen hinein, von oben fast nur auf die Lappenoberseiten, welche bei der einen *(tenella)* flach manschettenförmig und etwas fächerartig ausgebreitet, bei der andern *(ascendens)* dagegen mehrfach und unregelmässig gewölbt erscheinen.

Der Mangel an radialer Symmetrie ist auf senkrechtem Substrat ebenso wie bei *P. physodes:* die nach abwärts gerichteten Lappen werden sämmtlich zu Soralträgern, der obere Rand dagegen wird von vegetativ weiter wachsenden Lappen gebildet (Fig. 58, Taf. XII).

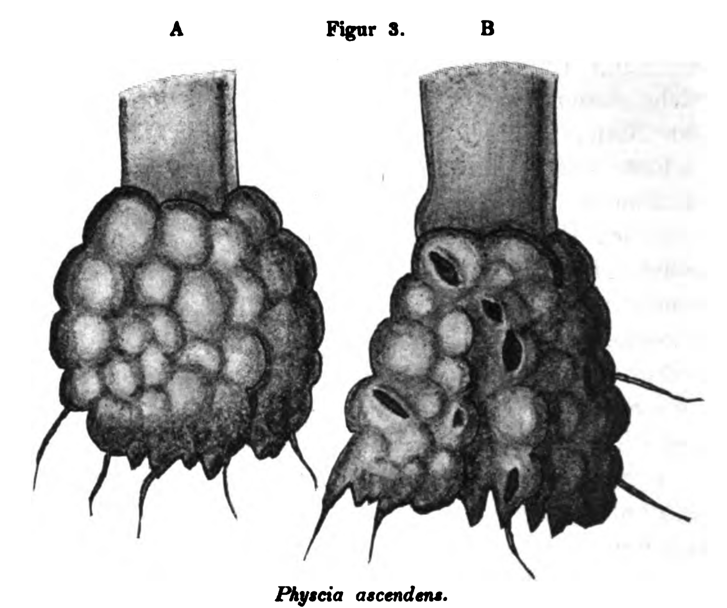
Physcia tenella behält zeitlebens einfache Sorale von der eben erwähnten, *physodes*-ähnlichen Form (Längsschnitt in Textfigur 2).

Physcia ascendens dagegen zeigt in der späteren Ausbildung der Sorale einige Eigenthümlichkeiten[1]), die eine Besprechung der Entwickelung dieser Organe bei ihr erforderlich erscheinen lassen. Die ersten Risse, welche zur Entstehung der primären Sorale führen, bilden sich an der Grenze zwischen oberer und unterer Rinde und zwar ein grösserer gewöhnlich an der Spitze des Lappens, kleinere an den Seiten desselben in unregelmässigen Abständen von einander. In Folge der starken Ausdehnung, die in diesem soredienproducirenden Thallustheile herrscht, werden die Gewebebrücken zwischen den kleineren Lücken im Laufe der Zeit zerrissen und es bildet sich eine einzige grosse Oeffnung, deren Ueberdachung die Soredienbrutstätte darstellt. Dieses Dach erfährt nun später allmählich eine kuppelförmige Erweiterung, denn mit der Bildung von Soredien ist für ein solches Lappenende bei *Physcia ascendens* gewöhnlich noch nicht der Abschluss seiner Lebensthätigkeit erreicht. Vielmehr beginnt nunmehr ein Process secundärer Soralbildung. Es entstehen an der Kuppel unregelmässig vertheilte, niedrige, buckelförmige Erhöhungen (Textfig. 3 A), augenscheinlich an Stellen, wo die Vermehrung der beiderlei Elemente des Thallus besonders intensiv ist. Endlich kommt es an der Spitze aller dieser Kuppelauswüchse zur Zerreissung, so dass die vorher nur auf der Unterseite offene Kuppel jetzt einem grob durchlöcherten Sieb ähnelt. Der Beginn davon ist an Textfig. 3 B zu sehen.

Die durch Textfig. 4 in ihrem Verhalten gekennzeichnete *Ph. speciosa* (Wulf.) Fr. (vergl. die Erklärung unter dieser Figur) wird von Nylander in die Gruppe der *Ph. (Anaptychia) ciliaris* gestellt, aus der auch sonst neben soredienlosen Formen Soralbildung bekannt ist, z. B. *Anaptychia obscurata* var. *sorediata*

1) Nebenbei bemerkt, bestehen bei diesen beiden Physcien genügend andere Unterschiede, die zu einer specifischen Trennung beider nöthigen. *Ph. tenella* besitzt viel schmälere Lappen als *Ph. ascendens*, dieselben sind häufig lockerer und reicher verzweigt, als die viel kürzer und compacter wüchsigen von *Ph. ascendens*. *Tenella* hat mehr anliegende Lappen, *ascendens* mehr bogig aufgerichtete. Durch die genannten Eigenschaften ist der Artname der beiden Lichenen begründet, während für eine umgekehrte Bezeichnung, wie bei der arg verwirrten Nomenklatur manche Autoren wollen, meines Erachtens keine Berechtigung vorhanden ist. *Tenella* neigt viel mehr zur Bildung von Apothecien, bei *ascendens* sind die Schlauchfrüchte selten. Endlich ist noch hervorzuheben, dass beide Flechten nicht selten nebeneinander vorkommen, ohne dass Uebergänge zu constatiren wären.

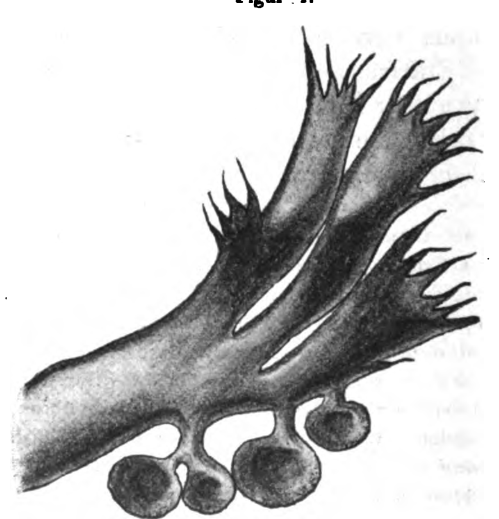
A Figur 3. B



Physcia ascendens.

Zwei soraltragende Lappenenden von der Oberseite gesehen. Die primären Soralöffnungen liegen unterseits terminal und seitlich. Links (A) ein Lappen mit zahlreichen secundären Hervorwölbungen auf der Soraloberseite, welche kuppelförmigen Höhlungen auf der Innenseite entsprechen. Rechts (B) ein späteres Stadium: verschiedene Kuppeln sind bereits durchbrochen, die Soredien können nunmehr auch durch diese Oeffnungen die Brutstätte verlassen. Der Deutlichkeit wegen sind in beiden Figuren die vegetativen Lappentheile in dieselbe Fläche mit den Soralen gerückt. Etwa 12 mal vergr.

Figur 4.



Physcia speciosa (Wulfen) Fr.

Schräg aufsteigender Thalluslappen von einem senkrechten Baumstamm, von der Oberseite gesehen, in drei vegetative Aeste auslaufend. An der nach abwärts gelegenen Seite dieses Verzweigungssystems sind vier kurze Sorallappen entstanden, die noch jugendlichen Sorale sind noch dem Substrat zugekehrt, die terminalen Verbreiterungen der schmalen Lappen, auf denen sie stehen, sind oberseits in der Mitte vertieft mit entsprechender Hervorwölbung auf der nackten, soredienbildenden Unterseite. Ungefähr 10 fach vergr.

Wainio, Lich. Brésil, p. 137: apice reflexo dilatatoque subtus soredioso. Von den beiden vorher besprochenen Physcien der *Stellaris*-Gruppe weicht *speciosa* schon dadurch ab, dass bei jenen gewöhnlich die Enden grösserer Lappen selbst in Sorale umgewandelt werden, während die *speciosa* mit Vorliebe besondere kleine Seitenlappen (Fig. 4!) zu Soralträgern werden lässt. Das Wachsthum der Sorale dieser Flechte, die in der Jugend so, wie die Textfig. 4 es zeigt, aussehen, später aber polsterartig gerundet erscheinen, verdient eine genauere Untersuchung.

4. *Ramalina obtusata* (Arnold: als var.) n. sp.

(*R. minuscula* Nyl. var. *obtusata* Arn., *R. dilacerata* Hoffm. var. *obtusata:* Wainio, Meddel. Soc. pro fauna et flora fennica XIV, 1888, Stizenberger, Jahresber. d. naturf. Gesellsch. Graubündens, Neue Folge XXXIV, 1891.)

Auch dieser kleinen, alpinen *Ramalina*-Form[1]) sind terminale Sorale an den Lappen eigen, die eine helmförmige Gestalt haben und ihre Oeffnung stets nach unten kehren.

Schon in der Ausbildung der Rinde ist eine mir sonst bei *Ramalina* (ausser der verwandten *R. dilacerata* Hoffm.) nicht bekannte Verschiedenheit der oberen von der unteren Seite zu bemerken. Während nämlich die erstere fast einheitlich ist und nur spärlich Durchbrechungen besitzt, beobachten wir an der letzteren besonders stellenweise viel dichter gestellte Lücken, bisweilen so zahlreich, dass wir an das Wundernetz der *R. reticulata* erinnert werden (vergl. die beiden Thalli der Fig. 57, Taf. XII miteinander[2]).

1) Nur die in der Ueberschrift genannte, von mir in der Rosannaschlucht und im Ferwallthal bei St. Anton a. Arlberg (Nordtirol) gefundene Flechte hat solche Helmsorale und äusserst selten Apothecien; die manchmal mit ihr vergesellschaftete „Haupt"form *R. dilacerata* dagegen habe ich stets soredienfrei, dafür aber gewöhnlich mit zahlreichen Apothecien gesehen. Die durch ihre besonders feine Verzweigung ausgezeichnete, ebenfalls im Ferwall an Baumästen wachsende *R. pollinariella* (Nyl.) endlich besitzt äusserst winzige Soredienbrutstätten an den haarfeinen Lappenenden und seitliche etwas weiter rückwärts, aber niemals in Form von helmartig ausgehöhlten Gebilden (vergl. systematische Arbeit in der „Hedwigia" p. 174 Anmerkung).

2) Auch die verwandte *R. dilacerata* Hoffm. besitzt unterseits hin und wieder Lücken, oberseits dagegen fast gar keine. Besonders schön fand ich diesen Gegensatz an Exemplaren aus Lappland (Qvickjock), die durch Hellbom unter dem Namen *R. calicaris* (L.) *Fr.* β *fastigiata* minuscula.* (Nyl.) Th. Fr. vertheilt worden sind, aber auch an Arnold, Lich. exs. 575d.

Aber hier ist es keine Durchbrechung des ganzen Thallus, wie sie ja auch bei vielen anderen Ramalinen, selbst bei unserer massiven *R. fraxinea* an einzelnen beschränkten dünneren, gonidienarmen Thalluspartien, bisweilen in netzförmiger Häufung, stattfinden kann, sondern jede Lücke ist auf eine Seite und zwar meist auf die Unterseite des daher fast bilateral zu nennenden Thallus beschränkt, also ähnlich wie bei *Umbilicaria*[1]), nur entsprechend der langgestreckten Gestalt der verzweigten Lappen und dem abweichenden, anatomischen Bau der Rinde nicht so regelmässig.

Zwischen beiden Rinden ist das Mark nur in Gestalt einer äusserst lockeren, fast spinnewebig zu nennenden Schicht ausgebildet, in der die Gonidiengruppen in ziemlich weiten Abständen von einander eingebettet sind, die Algen sind dicht unter der oberen Rinde noch am zahlreichsten.

Nachdem die Lappen eine gewisse Grösse erreicht haben, entstehen an ihrer Spitze durch Losreissen der oberen Rinde von der unteren sowie durch schlitzförmiges Aufreissen der letzteren die Sorale. Das starke Wachsthum der Oberseite an dieser terminalen Stelle des Lappens sowohl in die Länge als auch in die Breite, das als die Ursache des Risses anzusehen ist, bewirkt die Entstehung einer helmförmigen Wölbung, in deren Innerem eine reichliche Soredienbildung stattfindet. Bisweilen erfolgt das Losreissen unregelmässig. Ausser dem terminalen Soral kann ein wenig weiter rückwärts an demselben Lappen, durch eine kurze Stelle mit unversehrter Unterseite von ihm getrennt, ein zweites Soral vorhanden sein. Diese Erscheinung ist vielleicht durch die ungleichmässige Vertheilung der Gonidien bedingt. An den Stellen, wo überhaupt keine Algen vorhanden sind, wie es thatsächlich an der von mir beobachteten Unterbrechung des Sorals der Fall ist, liegt keine Veranlassung für das Aufreissen vor, der Wachsthumsantrieb, der dafür nöthig wäre, unterbleibt local, während er weiter rückwärts wieder vorhanden sein kann. Wäre dies Hemmniss nicht gewesen, so würde das ganze langgestreckte Soral eine Gestalt ähnlich der Oberlippe gewisser Labiaten angenommen haben. Das „Doppelsoral“ ist also nichts weiter als ein in seiner Entwickelung gestörtes

---

1) Vergl. meine Studie: Ueber maschenförmige Durchbrechungen der unteren Gewebeschicht etc. In: Botan. Untersuchungen, Festschrift f. Schwendener 1899, p. 120 ff.

einfaches Gebilde[1]). Die Soralöffnungen sind stets nach unten gekehrt (Fig. 57, Taf. XII, linker Thallus, siehe Figurenerklärung).

Flankenständige Sorale, eine häufige Erscheinung bei vielen anderen Ramalinen, kommen bei der *R. obtusata* nicht vor, sie ist andererseits die einzige mir bekannte *Ramalina* mit nach unten geöffneten Lippensoralen.

Der Unterschied im vegetativen Verhalten von den früher behandelten Flechten ist besonders auf eine Eigenschaft basirt, die unsere Flechte mit sämmtlichen Ramalinen theilt: es ist nur ein Anheftungsorgan, eine Basalscheibe, vorhanden und daher kein Fortschreiten im vegetativen Wachsthum auf dem Substrat möglich.

5. *Psora ostreata* (Hoffm.) Schaerer.

In mancher Hinsicht von den bisher behandelten Lichenen abweichend, hat die in der Ueberschrift genannte Flechte doch mit ihnen das eine gemeinsam, dass sie ihre Soredienbrutstätten nach abwärts kehrt.

Die muschelschalenähnlichen Thallusschuppen dieser gewöhnlich an Baumstämmen (Coniferen) und alten Brettern wachsenden Flechte sind auf senkrechtem Substrat stets dachziegelartig herabgeneigt, so dass, wenn man die Unterlage in einem solchen Falle unter rechtem Winkel ansieht, nur die Oberseite der Schüppchen sichtbar ist. Von unten aber kann man die dem Substrat unter einem schrägen Winkel zugekehrte Unterseite bemerken. Eine untere Rinde, bei anderen *Psora*-Arten wenigstens durch eine etwas dichtere Verfilzung der Markhyphen angedeutet (vergl. Reinke, Abh. über Flechten IV, p. 97, Fig. 34 I) fehlt hier wie bei *P. crenata* ganz.

Eine Eigenthümlichkeit unserer Species ist es nun, dass sie fast auf der gesammten Unterfläche[2]) — nur nicht in der Nähe der Anheftungsstelle — Soredien producirt. Diese Schalenform des Thallus entspricht also, was die Erzeugung dieser Fort-

1) Ueber Unterschiede der *R. obtusata* in der Soralbildung von anderen *Labrosesoraliferae* siehe Anmerkung in der morphol.-syst. Arb., Hedwigia XL, p. 187.

2) Die Soredien entspringen nicht bloss am Rande der Schuppen, wie man nach Zopf's kurzer Angabe (Zur Kenntniss der Flechtenstoffe, VI. Mitth. Ann. der Chemie, Bd. 306, p. 301) annehmen könnte.



pflanzungsorgane anlangt, mutatis mutandis dem Fruchtkörper eines auf senkrechtem Substrat erwachsenen *Polyporus*[1]).

6. Die Orientirung der *Nephromium*-Apothecien.

Im Anschluss an die bisher ausschliesslich betrachteten Lappen mit nach unten gekehrten Soralen möge hier eine Flechtengruppe kurze Erwähnung finden, welche die nämliche Eigenthümlichkeit an ihren Apothecien zeigt. Die Abtheilung der *Nephromei* Nylander's bildet abweichend von der überwiegenden Mehrzahl der übrigen Flechten die Apothecien stets endständig auf der Unterseite ihrer Lappen. Die ursprünglich mit der übrigen Unterfläche in einer Ebene befindliche Fruchtscheibe erscheint später meist an ihrer Insertionsstelle gegen den angrenzenden sterilen Lappentheil knieförmig umgebogen, so dass sie nun schildartig nach aussen sieht[2]). Diese Vorbemerkungen über die Stellung der Früchte waren nöthig

1) Auch in der Gattung *Psora* treffen wir denselben Gegensatz in der Thallusausbildung auf senkrechtem und auf horizontalem Substrat wie bei *Polyporus: Psora ostreata* ist für das erstere, *P. crenata* und *decipiens* mit ihren peltaten in der Mitte nabelförmig angehefteten Blättern sind für das letztere charakteristisch. Die beiden eben erwähnten Psoren sind wie alle übrigen mir bekannten Angehörigen dieser Gattung im Gegensatz zu *P. ostreata* soredienlos, dafür desto häufiger apothecientragend. — Im Anschluss an diese Darstellung der verschiedenen Art der Thallusform je nach dem Substrat mag eine ergänzende Mittheilung zu einer früheren Arbeit hier Platz finden. In meinem Beitrag zu „Botanische Untersuchungen, Festschrift für Schwendener" (Berlin, Borntraeger 1899) habe ich p. 138 darauf hingewiesen, dass *Peltigera venosa* in frühester Jugend oft einen Ansatz zu peltater Ausbildung nimmt. Neuere Beobachtungen in der Natur haben mich belehrt, dass dies nicht bloss in dem l. c. beschriebenen und dort Fig. 8a, b abgebildeten Maasse der Fall ist, sondern unter günstigen äusseren Verhältnissen viel weiter gehen kann. Auf horizontalem Substrat habe ich vereinzelt Thalli von 3 cm Durchmesser mit einem fast genau im Centrum gelegenen Anheftungsstrang gesehen. Der durch keine äusseren Hindernisse in seinem radialen Fortschreiten beschränkte Thallus gab nach allen Seiten apotheciengekrönte Lappen ab. Auf mehr geneigtem oder auf unebenem und bewachsenem Substrat wuchsen stark excentrische oder rein einseitig fächerförmige Thalli, also das gleiche Verhältniss wie bei dem an senkrechten Stämmen stets excentrischen *Polyporus squamosus*, der auf Hirnschnitten die Trichterform eines *Polyporus perennis* erreicht.

2) Zukal (Untersuchungen III, p. 211) erblickt hierin eine Einrichtung zur Erreichung einer Querstellung des Apotheciums gegen das einfallende Tageslicht, mir scheint dagegen, dass diese Stellung eingenommen wird, um die für die Sporenejaculation dieser Discomycetflechte nothwendige Feuchtigkeit beim Regen zu erlangen. Bezeichnend dafür ist, dass die Früchte bei stärkerer Trockenheit an den freien Rändern etwas nach innen eingerollt sind; stärkere Feuchtigkeit dagegen lässt sie sich zu einer flachen Scheibe ausbreiten, an älteren Stadien bemerkt man sogar manchmal am äusseren Rande, also nahe der Spitze des gesammten Lappens, ein Zurückschlagen

zum Verständniss des Folgenden. Meiner Beobachtung im Freien war nur *Nephromium laevigatum* zugänglich, es besteht jedoch kein Zweifel, dass sich die übrigen Angehörigen der Gattung entsprechend verhalten. Auf senkrechtem Substrat sind gewöhnlich sämmtliche erdwärts gerichtete Lappen mit terminalen Apothecien ausgerüstet (Fig. 61, Taf. XIII, oberer Thallus bei *u*; betreffs der Orientirung siehe Fig.-Erklär.); ein vegetatives Fortwachsen nach dieser Seite findet nur ganz vereinzelt statt und auch solche Lappen tragen dann meist bereits die Anzeichen der Sistirung des vegetativen Wachsthums in Form von Apothecien an ihren Spitzen.

In den zenithwärts gelegenen Theilen der *Nephromium*-Thalli (Fig. 61, Taf. XIII, bei *o*) ist dagegen gerade das entgegengesetzte Verhältniss zu bemerken. Hier überwiegen noch rein vegetative, dem Substrat mehr angeschmiegte Lappen, Apothecien werden nur von solchen Auszweigungen derselben gebildet, die an ihrer abwärts gerichteten Seite entspringen und die sich daher etwas über ältere, dem Substrat anliegende Theile ausbreiten. Wie bei den im Verzweigungssystem der *Parmelia physodes* ähnlich angeordneten, alsbald zur Soralbildung übergehenden Lappen, so erfolgt auch an ihnen frühzeitig der Umschlag von der vegetativen in die reproductive Thätigkeit: ihre Enden bilden auf der Unterseite ein Apothecium.

7. *Cetraria pinastri* (L.) Fr.

Auch bei dieser Flechte ist eine Beeinflussung der Lappenorientirung durch die verschiedene Lage des Substrates zum Horizont zu bemerken. Um einen Einblick in das Verhalten der *Cetraria* in dieser Hinsicht zu gewinnen, haben wir zunächst junge Thalli an senkrechten Borkenstücken ins Auge zu fassen. Es stellt sich heraus, dass auch hier die jugendlichen Spitzen der vegetativ weiter wachsenden Lappen, welche eine noch mehr grüne Farbe besitzen, fast ausschliesslich dem Substrat angeschmiegt nach oben gerichtet sind. Ihre seitlichen bereits intensiver gelben Auszweigungen dagegen zeigen in ihren abwärts gelegenen Theilen die Tendenz zu hohlkehlenartigem Abstehen vom Substrat, das vegetative Wachsthum derselben wird offenbar gehemmt, dafür macht sich an ihren Rändern Soredienbildung geltend (Taf. X, Fig. 39—41).

Das Sichabwenden dieser unteren Theile vom Substrat liesse sich möglicherweise dem Aufsuchen einer günstigen Lichtlage zuschreiben, die Soredienproduction derselben aber dürfte wiederum

mit der Feuchtigkeit, die an diesen Partien als den am tiefsten gelegenen Stellen des Thallus, resp. seiner einzelnen Lappen, am längsten vorhanden ist, zusammenhängen.

Dieselbe Erscheinung lässt sich natürlich auch an anderen, habituell ähnlichen Cetrarien beobachten. Zwackh Lich. exs. Nr. 178 z. B. zeigt es mir für *C. Oakesiana* Tuck.

Es ist im Vorhergehenden nur eine Auswahl von Flechten behandelt worden, welche aber zur Genüge die Verbreitung der hier besprochenen Erscheinungen in den verschiedensten Abtheilungen laubartig ausgebildeter Lichenen darlegen. Es dürfte nicht schwer fallen, Aehnliches auch noch in anderen hier nicht erwähnten Artenkreisen aufzufinden. Ich habe es nicht für meine Aufgabe angesehen, in dieser Hinsicht erschöpfend zu sein, möchte jedoch hier wenigstens andeutend auf die Gruppe der *Parmelia perlata* (im Sinne von Nyl. Syn.) hinweisen, von der sich einige soralbildende Mitglieder ähnlich zu verhalten scheinen, wie die Hypogymnien der *Capitate-soraliferae*-Gruppe oder wie die oben genannten Cetrarien. Besonders mache ich auf *P. revoluta* aufmerksam.

8. *Parmelia encausta* Smmflt. Nyl.

Diese Flechte zeichnet sich, wie bekannt, dadurch aus, dass ihre älteren Theile von feinen, verästelten Lappen so dicht überwachsen werden, dass sie völlig unter dieser Decke verschwinden. Nur die Randlappen sind noch frei davon, sie unterscheiden sich von den dünnen, stiftartigen Ueberwucherungslappen durch ihre beträchtlichere Breite und ihre gedrängtere Verzweigung. Auf horizontalem Substrate haben die feinen seitlichen Auszweigungen eine radiäre Wachsthumsrichtung wie die primären Randlappen. An senkrechten Steinwänden dagegen gewährt der Thallus einen ganz anderen Anblick. Die breiteren Randlappen wachsen unbehindert in dichtem Zusammenschluss nach oben. Sämmtliche später entwickelten epithallinisch wachsenden, feinen Seitensprosse aber sind nach unten herabgebogen (Taf. IX, Fig. 26). Wenngleich wir die mangelnde Festheftung am Substrat bei ihnen im Auge behalten müssen, so kann diese Umbiegung doch wohl nicht durch rein mechanische Einwirkungen, wie Regengüsse, mit der Regelmässigkeit zu Stande kommen, wie sie thatsächlich zu beobachten

ist. Vielmehr dürfte auch wohl in diesem Falle das frühzeitige Herunterbiegen auf einen die dünnen, epithallinischen Lappen beeinflussenden Reiz zurückzuführen sein.

9. *Evernia furfuracea* (L.) Mann.

Lindau hat in seinen „Lichenologischen Untersuchungen" Heft 1 bei *Evernia prunastri* p. 57/58 und später nochmals bei *Roccella Montagnei* eine Erscheinung behandelt, die er treffend mit der Ausläuferbildung der Phanerogamen vergleicht. Bei *E. prunastri* ist nun diese Art der Ausbreitung doch immerhin ziemlich selten, meistens sitzt ein Individuum nur mit seiner primären Basalscheibe am Substrat fest.

Merklich abweichend von diesem Verhalten ist *E. furfuracea*, bei der ein solches Festwachsen viel häufiger ist entsprechend der viel grösseren Neigung dieser Flechte, sich unter gewissen Umständen nach Art einer Laubflechte flach dem Substrat anzuschmiegen und durch zerstreut aussprossende Rhizinen fest mit ihm zu verwachsen[1]).

Lindau hatte in seiner Abhandlung vornehmlich nur die Anheftungsweise der Flechten im Auge, die Frage nach der Anordnung der Lappen lag seinem Thema fern, die von ihm studirte *E. prunastri* hätte sich auch als Ausgangspunkt für eine solche Untersuchung nicht besonders geeignet.

E. furfuracea ist ebenso wie *Parmelia physodes* in hohem Maasse photophil, das Licht übt sogar auf die vegetative Ausbreitung des Thallus einen merklichen Einfluss aus. Dies lässt sich aus dem Wachsthum der Flechte auf senkrechtem Substrate, wie z. B. an Baumstämmen, mit Sicherheit nachweisen. Die jugendlichen, noch nicht mit Isidien besetzten Thalluszweige nehmen den Rand des oberen Halb- oder Dreiviertelkreises des Individuums ein. Sie liegen dem Substrat ziemlich dicht an, sind mit demselben durch

1) Es giebt eine mindestens einseitige Vorstellung von dem Wachsthum der *E. furfuracea*, wenn Reinke (Abhandlungen über Flechten IV, p. 392) anführt, dass der mehr oder weniger horizontale, flache Thallus aus einer Haftscheibe hervorwächst. Seine Fig. 112, einen einzelnen, verästelten apothecientragenden Thalluszweig darstellend, aber ohne dass dies hervorgehoben wäre, kann Missverständnisse in dieser Hinsicht nur befördern. Die dadurch einem Laien nahegelegte Vermuthung, dass hier ähnliche Verhältnisse wie etwa bei *Usnea* vorliegen, hoffen wir durch die folgende Darstellung genügend zu entkräften. — Für das Befestigungsorgan von *E. prunastri* und *E. vulpina* trifft dagegen, wie wir weiter unten sehen werden, eher die Bezeichnung „Haftscheibe" zu.

zerstreute Rhizinen verbunden und unterscheiden sich durch ihre rein hellgraue Farbe von den schmutzig dunkelgrauen, Isidien-tragenden, älteren Zweigen, die meist mehr oder weniger nach unten gebogen sind (Taf. XI, Fig. 51—54, siehe auch die Kümmerlinge daselbst Fig. 48, 49)[1]).

Wie bei anderen Flechten, so kommt auch hier der auf dem Substrat vorhandene Platz für das Wachsthum des Lichen in Frage: Stehen zahlreiche Individuen dichtgedrängt nebeneinander, so fällt für viele die Möglichkeit fort, sich zenithwärts weiter ausbreiten zu können[2]). Es unterbleibt daher die Bildung der flachen, breiten Zweige, welche, dicht an die Unterlage angeschmiegt und vielfach mit ihr verwachsen, die Ausdehnung des Thallus auf der Borkenoberfläche bewirken.

An schräg nach oben wachsenden, dem senkrechten Substrat anliegenden Lappen ist eine Begünstigung der Zweige, die an der nach oben gekehrten Seitenkante des Lappens entstehen, sowohl in der Zahl als auch in ihrer Wachsthumsintensität vor den an der gegenüberliegenden Kante entspringenden Zweigen zu bemerken (Taf. XI, Fig. 50, 53; siehe auch Figurenerklärung). Auch hierin glaube ich eine Einwirkung des Lichtes erkennen zu müssen.

Eine präcise Lösung der Frage, welcher von den beiden Symbionten den directen Einfluss des Lichtes erfährt, lässt sich nicht geben. Am naheliegendsten ist es, anzunehmen, dass die Algen auf der dem Licht zugekehrten Seite zu regerer Assimilation und im Gefolge davon zu lebhafterer Theilung angeregt werden. Wir

---

1) Durch die grössere Neigung, sich nach Art der Laubflechten mit ihren jugendlichen Lappen unter den oben geschilderten Verhältnissen an das Substrat anzuschmiegen, entfernt sich *E. furfuracea* von ihren Gattungsangehörigen, doch will mir auch diese Thatsache nicht als zureichender Grund erscheinen, diese Art an *Parmelia* anzugliedern, wie es von anderer Seite, allerdings wohl nicht gerade aus diesem Grunde, versucht worden ist. — Es erscheint bei der scharfen Beobachtung einiger älterer Lichenologen selbstverständlich, dass ihnen die angeschmiegten flachen Lappen unserer Flechte nicht entgangen sind. Aber es ist verlorene Mühe, aus dem krausen Deutsch und den unklaren Vorstellungen (besonders über die Speciesgrenzen) eines Wallroth (Naturgesch. d. Fl.) etwas für die moderne Wissenschaft Brauchbares herausschälen zu wollen. Da das Hauptherbar Wallroth's verschollen ist, so müssen wir uns an die Bezeichnungen in seines Freundes von Flotow Sammlung (Berliner Herbar) halten. Des letzteren *E. furf. platyphyllina* stimmt wenigstens zum Theil mit der hier besprochenen Form überein.

2) In solchen Fällen entstehen manchmal Exemplare ähnlich dem von Reinke abgebildeten mit nur einer „Haftscheibe", bei freier Ausbreitung werden die kurzen Haftorgane in viel grösserer Zahl angelegt.

hätten es dann also hier mit einer ähnlichen Erscheinung zu thun, wie bei der Begünstigung der besser belichteten Seite des Thallus von *Coleochaete scutata*[1]). Es ist jedoch nicht unmöglich, dass der Flechtenpilz nicht bloss secundär durch die stärkere Lebensthätigkeit der Algen, sondern auch direct durch das Licht dahin beeinflusst wird, dass er an solchen dem Substrat anliegenden, unter einem spitzen Winkel emporwachsenden Zweigen hauptsächlich an der zenithwärts gelegenen Seite Verästelungen bildet.

Zu einem Vergleich mit den bei *Evernia furfuracea* beobachteten Verhältnissen werden wir durch die Alge *Polysiphonia* (*Placophora*) *Binderi*[2]) angeregt. Auch hier besteht ein Gegensatz zwischen flach auf dem Substrat sich ausbreitenden Sprossen und in diesem Falle drehrunden Randauswüchsen derselben vom gewöhnlichen *Polysiphonia*-Typus, die sich vom Substrat abwenden und die berufen sind, die Fructificationsorgane zu tragen. Sie ähneln dem drehrunden Keimsprosse, aus dessen Basis der Flachspross entsprungen war. Für uns wichtig erscheint die Figur 2B und C in Goebel's „Jugendzustände der Pfl.", aus der wir, natürlich weitere Studien an der lebenden Alge vorbehalten, auf eine Beeinflussung des Wachsthums der Flachsprosse durch äussere Bedingungen und zwar am wahrscheinlichsten durch das Licht schliessen möchten. In Fig. 2B entspringen von dem Keimspross ausser einigen noch nicht entwickelten Zweigen zwei bereits deutlich ausgeprägte Flachsprosse, die sich gleich der Klinge eines Messers nur nach einer Seite einschneidig abflachen und zwar nach der Oberseite hin. Ebenso eigenartig ist der in der Fig. 2C dargestellte Flachspross. Dass seine Orientirung auf der Figur richtig ist, ergiebt sich aus der Richtung der in grosser Zahl in der Figur zenithwärts gekehrten *Polysiphonia*-Fäden. Erdwärts ist dagegen bis jetzt nur ein einziger, kaum differenzirter, kurzer Faden gebildet.

Es erscheint mir wünschenswerth, dass diese merkwürdige, leider schwer zugängliche (Heimath Südafrika) Floridee experimentell untersucht wird. Sollte es nicht möglich sein, durch bestimmte Versuchsanstellung die Ausbildung der kriechenden Flächensprosse zu verhindern und eventuell den „Keim"spross zu weiterer Entwickelung zu veranlassen? Es erscheint mir keineswegs „klar, dass die Krustenform des Thallus hier eine secundäre Anpassung darstellt, welche das feste Anhaften am Substrate gestattet", wie Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Theil, p. 129 angiebt. Diese grosse „Haftscheibe" steht in gar keinem Verhältniss zu dem immerhin kleinen und zierlichen aufrechten Thallus, zu dessen Verankerung am Substrat sie allein berufen sein soll.

Die für unsere Aufgabe wichtige Prüfung der Verzweigungsverhältnisse unserer Flechte lässt sich nur im Zusammenhang mit der Untersuchung der Isidiensprossung auf der Oberfläche der Lappen erschöpfend betrachten, denn die primäre Gabelung in mehr oder minder gleich breite Lappen, ferner die später erfolgende

1) Kny, Berichte der deutschen Bot. Gesellschaft II, 1884, p. 93.

2) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen I, p. 164 ff. — Ders., Ueber die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889. — Ders., Organographie der Pflanzen, I. Theil, p. 129.



Bildung kleiner, zuerst stiftförmiger Seitenzweiglein genau an den Flanken der Lappen und endlich die Isidienproduction auf der Oberseite sind drei durch unmerkliche Uebergänge mit einander verbundene Entwickelungsphasen des Thallus, die je nach den Bedingungen des Systems (d. h. nach ihrer Lage zum Gesammtthallus) und nach den äusseren Bedingungen früher oder später einander folgen.

Die je nach dem Alter, der Lage im Thallus und den äusseren Bedingungen in verschiedener Entfernung von einander, vielfach abwechselnd nach rechts und links, vom Mittellappen ausgehenden Primärzweige sind häufig durch Gabelungen desselben ersetzt, wie sich ja auch sonst bei den laubartigen Flechten eine Grenze zwischen diesen beiden Verzweigungsarten, der Dichotomie und dem Monopodium, nicht ziehen lässt.

Die flankenständigen Adventiväste gelangen vornehmlich dann zur weiteren Entwickelung, wenn sie an mehr oder weniger dem Substrat genäherten Flachsprossen stehen. Uebrigens werden sie im allgemeinen nur von diesen in einer Weise ausgebildet, dass sie sich durch einen Vorsprung sowohl in ihrer Entstehungszeit als auch in ihrer Wachsthumsstärke von den oberflächenbürtigen Isidien unterscheiden. Aehnlich wie bei den Flankenästchen der sich dem Substrat anlegenden Lappen von *Parmelia tubulosa*[1]) erfolgt auch hier häufig von dem bisweilen stielförmigen Ansatz am Mutterlappen ausgehend eine fast handförmig zu nennende Verbreiterung dieser Seitenästchen, wenn auch nur selten so ausgeprägt, wie bei den früher geschilderten Primärlappen.

Dass die stärkere Production von solchen adventiven Seitenzweiglein, besonders aber ihr stärkeres Wachsthum mit der Berührung und Verwachsung ihres Mutterlappens mit dem Substrat in directem Zusammenhange steht, ergiebt sich besonders klar aus der Untersuchung von Individuen, die sich auf dünnen Baumzweigen, z. B. von Lärchen, angesiedelt haben und auf deren Oberfläche noch keine Isidienbildung zu bemerken ist. An den Flanken der schräg aufrechten, ziemlich breiten, mehrfach verzweigten Lappen beobachtet man zerstreute sehr kurze haardünne Auswüchse, die alle, wenigstens vorerst, auf demselben Entwickelungsstadium stehen geblieben sind. Nur an den Stellen, wo die Hauptlappen mit Verzweigungen des Lärchenästchens in Berührung gekommen und verwachsen sind,

1) Vergl. pp. 449, 450 und Cap. IX, 1 b.

macht sich auch eine Weiterentwickelung dieser winzigen Stiftchen geltend: dicht gedrängt wachsen sie nahe der Anheftungsstelle aus dem Saume des Primärlappens hervor und stellen bald kleine, deutlich abgeplattete Thalluslappen dar. Dieses Aussprossen bleibt fast immer auf die nächste Umgebung der mittelst Rhizinen erfolgten Festheftung eines grösseren Lappens am Substrat beschränkt.

Schon am Beginn des Abschnittes über *Evernia* habe ich die Unterschiede im Wachsthum der *E. furfuracea* einerseits, der *E. prunastri* und *vulpina* andererseits angedeutet. Bei den letzteren vermisse ich vollständig die Fähigkeit, sich flach laubartig dem Substrat anzuschmiegen. Die auf senkrechtem Substrat oberseits aus der Haftscheibe der Thalli hervorwachsenden jungen Lappen legen sich locker über die älteren herüber; auf diese Weise entsteht ein mehr oder weniger herabhängender Büschel. Ein Fortschreiten des Thallus nach oben erfolgt nicht auf dem Substrat. Auch das von Lindau (siehe oben) beschriebene Festhaften einzelner Lappen an beliebigen Stellen vermag diesen von *E. furfuracea* abweichenden habituellen Charakter nicht wesentlich zu beeinflussen. Dafür kommt es zu spärlich vor und auch die jungen, von solchen secundären Haftpunkten aussprossenden Lappen wenden sich wieder sogleich vom Substrat ab.

Werfen wir zum Schluss noch einen Blick auf die oberseitigen Isidienbildungen der *E. furfuracea*.

Während wir, wenigstens theilweise, die Begünstigung der Adventivsprosse des Randes durch die erwähnten äusseren Bedingungen erweisen können, sind wir über die Veranlassung der Lappen zu einer mehr oder minder üppigen Isidiensprossung auf ihrer Oberfläche noch ungenügend unterrichtet. Im allgemeinen sehen wir, dass mit zunehmendem Alter eines Thalluslappens die Isidiensprossung zunimmt (vergl. die unteren Partien von Thallomen auf senkrechtem Substrat: unsere Figuren 51—54 auf Tafel XI). Es giebt jedoch Formen auf gewissen Substraten (z. B. auf der Erde in Haiden: f. *ericetorum* Fr., auf exponirten Felsen im Gebirge), bei denen die Isidienbildung zu Gunsten einer intensiveren Primärverzweigung der schmalen, stark aufgerichteten Lappen unterbleibt oder mindestens stark herabgesetzt wird. Können wir

in diesen Fällen wenigstens in den eigenartigen Standortsverhältnissen die muthmassliche Ursache dieser Formenabweichungen erblicken, so hat mir dies bei dem entgegengesetzten Grenztypus der Variation dieser Art, der f. *scobicina*, noch nicht gelingen wollen. Diese, oft zu äusserst kleinlappigen und dichtsprossigen festen Polstern sich ausbildend, scheint eine Krüppelform stark schattiger, dumpfer Stellen zu sein. Doch sei sie weiterem Studium empfohlen.

Bei *Evernia furfuracea* habe ich einige Male eine merkwürdige Sprossungserscheinung beobachtet, die sich von dem gewöhnlichen Verhalten sehr unterscheidet. Sie mag hier, wenn schon sie nicht in directe Beziehung zum Vorhergehenden zu setzen ist, kurz beschrieben werden (Taf. XI., Fig. 47 rechts oben). An der Seite eines Lappens, der im übrigen in nichts von der Norm abweicht, entspringt mit einem kürzeren oder längeren Stiel ein dicht büscheliges, fast blumenkohlartig verzweigtes Gebilde, dessen Aestchen nicht die spitzen Endigungen der gewöhnlichen *furfuracea*-Verzweigungen zeigen, vielmehr sämmtlich kurz bleiben und glatt kuppelförmig abgerundete Enden besitzen. Es bedarf nach diesen Angaben nicht besonderer Hervorhebung, dass dieses eigenartige Aussprossen mit der gewöhnlichen Isidiensprossung (etwa in der forma *scobicina*) nicht ohne weiteres in unmittelbare Parallele gebracht werden kann. Insofern herrscht allerdings Uebereinstimmung mit den Isidien, als von einer Andeutung einer unteren dunkeln Rinde an diesen aufgerichteten Büschelzweigen nichts zu bemerken ist, selbst der hart an der Grenze zwischen Ober- und Unterseite des Mutterlappens entspringende Stiel dieser Gebilde ist fast ganz von einer gleichmässigen Gonidienzone umgeben. Ueber die Entstehung dieser merkwürdigen, gestielten Trauben vermag ich leider nichts anzugeben, Parasitismus pflanzlicher oder thierischer Art liess sich nicht nachweisen.

II. Ueber die Bedingungen des Ueberganges vom vegetativen Wachsthum zur Soralbildung.

Betreffs der inneren Vorgänge bei dem Uebergang vegetativen Wachsthums zur Soralbildung tappen wir ebenso im Dunkeln wie betreffs aller ähnlichen Form- und Functionsänderungen[1]). Die unserer Prüfung zugänglichen Erscheinungen, mit denen diese Aenderungen in ursächlichem Zusammenhang stehen können, lassen sich in zwei Kategorien sondern, in die Bedingungen des Systems der Theile des gerade vorliegenden Organismus und in die äusseren Bedingungen, die auf die verschiedenen Theile in verschiedener Weise einzuwirken vermögen. In manchen Fällen ist es nicht leicht, diese zweierlei Bedingungsgruppen scharf in ihrer Wirksamkeit zu trennen.

1) Dass mit der Annahme „blüthenbildender Stoffe“ (Sachs), in unserem Falle „soralbildender Stoffe“ kein Fortschritt in der Erkenntniss erreicht wird, hat besonders Driesch überzeugend nachgewiesen, wir brauchen daher auf diese Vorstellung nicht weiter einzugehen.



1. *Parmelia physodes.*

Die auffälligen Unterschiede, welche *P. physodes* auf senkrechter und auf wagerechter Unterlage zu erkennen giebt, lassen uns einen Einblick in gewisse physiologische Verhältnisse der Flechte gewinnen, besonders in die Beziehungen zwischen dem vegetativen Thalluswachsthum und der Soralbildung. Die Hemmung des ersteren bedeutet oft Förderung der Fructificationsthätigkeit des Consortiums, natürlich stets vorausgesetzt, dass äussere Bedingungen nicht schädigend oder gar zerstörend eingreifen. Die ursprünglich am jugendlichen Thallus nach unten gerichteten Lappen wachsen nur eine beschränkte Zeit vegetativ, schon früh macht sich in ihnen der durch ihre Lage begünstigte Trieb zur Soredienentwickelung geltend, während die nach oben gerichteten Thalluszweige keine Veränderung in ihrem vegetativen Ausbreitungsbestreben erfahren.

Eine gewisse Aufklärung über die Frage, welche äusseren Factoren wohl einen beschleunigenden, bezw. hemmenden Einfluss auf die Umwandlung der Lappenenden in Sorale haben möchten, verdanke ich dem vergleichenden Studium der *P. physodes* auf verschiedenen Substraten. An dünnen, wagerechten Zweigen, besonders auffällig an dem wirren, oft horizontal ausgebreiteten Gestrüpp von *Calluna* hat der Thallus gewöhnlich folgendes Aussehen. Vom Centrum erstreckt sich nach den beiden Seiten auf dem betreffenden Zweige entlang kriechend je ein Lappen, der unter beständigem Spitzenwachsthum zahlreiche Seitenlappen abgiebt, die sich gleich ihm verästeln können; jedoch bleiben sie in den meisten Fällen, nämlich dann, wenn sie frei in die Luft hinausragen, merklich hinter dem Hauptlappen im Wachsthum zurück. Nachdem sie etwa eine Länge von höchstens 10 mm erreicht haben, springen ihre Enden auf und bilden Soredien, womit ihr Terminalwachsthum abgeschlossen ist (Tafel VII, Figur 4, 5, ferner daselbst Figur 10: oberer Thallus, siehe Figurenerklärung).

Anders verhält sich ein solcher Seitenlappen, wenn er in der Nähe einer Verästelung des Thallussubstrates, in unserem Falle der dünnen Zweiglein von *Calluna*, entspringt und wenn er sich dann auf diesen Ast aufzulegen vermag. Dann wächst er wie der Hauptlappen unbegrenzt vegetativ weiter (Tafel VII, Figur 5), vorausgesetzt, dass ihm nicht, was häufig geschieht, entgegenwachsende Thalli derselben oder einer anderen Art hindernd in den Weg treten.

Es ist klar, dass diese Verschiedenheit in der Entwickelung der Lappen mit der durch äussere Umstände gebotenen oder mangelnden Möglichkeit, sich festzusetzen, zusammenhängt. Offenbar vermag der frei in die Luft ragende, häufig nach Art eines Kronleuchterarmes von unten herauf gekrümmte Lappen nur eine bestimmte Strecke ohne Unterstützung zu wachsen (welcher Art die Hinderungsmomente dabei sind, bleibt dunkel), dann schlägt seine bisherige, vegetative Thätigkeit in die reproductive um: er bildet häufig zuerst Spermogonien (vergl. Bemerkungen über diese in der morph.-syst. Arbeit, p. 222), zum Schluss stets an seinen mehr oder weniger gedunsenen und später aufreissenden Enden Sorale.

Das Bedürfniss, sich festzusetzen, besteht demnach bei den jugendlichen Lappen in hohem Maasse. Nicht selten sieht man, wie ein solcher Lappen sich etwas nach unterwärts an dem betreffenden Baumzweige herabbiegt, um dann aber doch bald sein vegetatives Wachsthum einzustellen und zur Soredienbildung überzugehen.

Diese Abhängigkeit des vegetativen Wachsthums von dem Vorhandensein einer Unterlage, auf der sich die Flechte ausbreiten kann, erinnert, allerdings nur mutatis mutandis, an die von Nordhausen untersuchte Rhodophycee *Nitophyllum uncinatum*[1]), die ihren di- oder trichotomen Thallus nur so lange beibehält, als sie sich auf anderen Algen, ihrem gewohnten Substrat, befindet, sobald sie aber frei mit ihren Enden ins Wasser hineinragt, zu der eigenartigen Rankenbildung schreitet, deren Zweck das Ergreifen einer neuen, entfernter liegenden Stütze und Unterlage ist.

Das auf senkrechtem Substrat bei dichtem Stand der *physodes*-Individuen zu beobachtende Sichherabkrümmen der obersten Thalluslappen unter Bildung eines allseitig Gonidien enthaltenden Assimilationscylinders sowie die später einsetzende Bildung einer Soralmanschette ist wohl meist auf die Beschränkung des Wachsthums durch benachbarte Thalli zurückzuführen (siehe jedoch auch Kap. IX, 1a).

2. *Parmelia tubulosa.*

Auch an *P. tubulosa* lässt sich in derselben Weise wie bei *P. physodes* eine Begünstigung der Soralbildung durch den Mangel einer Unterlage für den Thallus feststellen (Tafel VII, Figur 10, unterer Thallus, siehe Figurenerklärung). Zu beachten ist dabei das Lageverhältniss der unteren, schwarzen Rinde zur hellgraugrünen, gonidienführenden oberen. Die frei und wagerecht vom

1) Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIV, p. 263 ff.

Baumzweige abstehenden, an ihren Enden bereits mit Soralen versehenen Thalluslappen der *tubulosa* sind unterseits meist bis dicht an die terminale Soredienkappe mit der schwarzen Rinde bekleidet. Nur vereinzelt wird man nahe dem Lappenende den Beginn einer cylindrischen Umhüllung mit der gonidienführenden Rinde der Oberseite antreffen. Ein anderes Aussehen in dieser Hinsicht haben dagegen an denselben Individuen diejenigen Sorallappen, welche sich mehr oder weniger in der Richtung des Substratzweiges vom horizontalen Thallus abgegliedert haben. Diese richten sich etwas mehr auf und zeigen dementsprechend eine grössere Strecke ihrer morphologischen Unterseite mit der Oberseite zu einem algenhaltigen Cylindermantel von hellgrauer Farbe umgewandelt.

Diese Thalluszweige gelangen also zu der gleichen Gestaltung wie die Sorallappen von Exemplaren auf solchen horizontalen Substraten, die dem Flechtenthallus an allen Seiten in gleicher Weise Gelegenheit zur Befestigung geben. Hier ist den zukünftigen Sorallappen die Möglichkeit gewährt, sich vor der Production von Soredien eine ansehnliche Strecke weit aufzurichten und sich dabei zugleich mit dem assimilirenden Mantel zu umgeben. Nur hier kommt daher die für *P. tubulosa* charakteristische Fähigkeit, Zweige vom Binsentypus zu bilden, in auffälliger Weise zur Geltung. An den frei von horizontalen Baumzweigen abstehenden Lappen dagegen besteht augenscheinlich zuerst noch eine rein vegetative Wachsthumstendenz, die erst, wenn der Lappen dauernd kein Substrat zu erreichen vermag, in terminale Soralbildung umschlägt. Es erscheint verständlich, dass bei diesem verhältnissmässig raschen Uebergang die Aufrichtung der Lappen und die Entwickelung einer cylindrischen Assimilationsfläche an ihrer Spitze ganz oder fast ganz unterdrückt wird.

Um die Anordnung der Sorale an einem auf horizontaler Fläche vegetirenden *tubulosa*-Thallus kennen zu lernen, müssen wir uns zunächst etwas über sein Wachsthum unterrichten.

Das Randwachsthum der extremen Formen von *P. tubulosa* mit stark aufgerichteten Thalluszweigen[1]) verdient besondere Beachtung. Manche Randlappen sogar wenden sich schon vom Substrat ab in die Höhe (Tafel VIII, Figuren 11, 12, 15, 16). An ihren Seitenrändern, an der Grenze zwischen der gonidienführenden, graugrünen Oberfläche und der gonidienlosen, hellbraunen Unterfläche entstehen dann gewöhnlich in Mehrzahl nebeneinander kleine

1) Vergl. die vorliegende Arbeit weiter unten, das Kapitel IX, Abschnitt 1b.

Zweige, die das Randwachsthum fortsetzen, indem sie allmählich zu breiteren, sich verästelnden Lappen heranwachsen. Die Ursprungsstätte solcher Zweige ist meist scharf auf der Grenze zwischen Ober- und Unterfläche, nicht bloss seitlich, sondern auch nicht selten unter einem sich aufrichtenden Lappen, der in seinen oberen Theilen bereits rund herum von einem gonidienführenden, graugrünen Rindenmantel umgeben ist. Sie füllen durch ihre fast handförmige und dichte Verzweigung die Lücken, welche im Randwachsthum durch die Aufrichtung ehemaliger Randlappen entstanden sind, aus. Früher oder später erfahren sie ein ähnliches Schicksal wie diese. Bisweilen bemerkt man an besonders ausgeprägten *tubulosa*-Exemplaren selbst am Rande fast nur aufgerichtete Lappen und kleine seitliche Auszweigungen an ihren basalen Theilen. Es geht daraus hervor, dass diese letzteren bei ihrem Heranwachsen wohl frühzeitig in aufrechte Lappen übergehen werden (besonders schön Taf. VIII, Fig. 12, theilweise auch 11, 15, 16 bei a).

In manchen Formen mit besonders stark aufgerichteten Lappen erinnert *P. tubulosa* unwillkürlich bis zu einem gewissen Grade an niedrige Individuen der *Cladonia uncialis*. Wie bei dieser, so sind auch hier die fast senkrecht aufgerichteten, centralen Zweige mehr oder weniger tief di- oder trichotomisch, mit häufig 2—3spitzigen, oft ziemlich verbreiterten Enden.

Die aufgerichteten Lappen der *tubulosa* erreichen offenbar schon früh die Grenze ihres Spitzenwachsthums. Bei Untersuchung der jüngsten sich eben emporbiegenden Stifte am Rande älterer Thalli bemerkt man nämlich bereits die Di-, resp. Trichotomie, welche soeben von den Spitzen der Lappen erwähnt wurde. Später mag vielleicht die eine oder andere kurze Ausstülpung hinzukommen, aber sicher wachsen die unter der Spitze gelegenen Partien mehr. Als auffällige Erscheinung muss hervorgehoben werden, dass die Enden der sehr kurz bleibenden Gabelungen an der Spitze der aufgerichteten Lappen stets eine mehr oder minder deutliche Bräunung zeigen, während der übrige, unterhalb gelegene Theil des betreffenden Lappens manchmal mit einem fast 1 cm langen, gonidienführenden Cylindermantel umgeben ist, der ober- und unterseits dieselbe hellgrünlichgraue Farbe hat.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die offenbare Unfähigkeit der sich kurz hervorwölbenden, terminalen Ausstülpungen zu weiterem, vegetativem Wachsthum, sowie die später einsetzende Bildung von Soredien an ihrer Spitze und in ihrer engeren Um-

gebung in einem gewissen Zusammenhang mit einander stehen. Die aufrechten Lappen vermögen augenscheinlich nur eine bestimmte Höhe zu erreichen und an dieser Wachsthumsgrenze schlägt eben die vegetative Vergrösserung in Soredienproduction um.

3. Andere soralbildende Flechten.

Auch andere, in Kap. I erwähnte Lichenen: *Physcia tenella, ascendens*, *Ramalina obtusata* entsprechen dem von *P. physodes* geschilderten Verhalten. Der Uebergang zur Soralbildung an der Spitze erscheint auch hier mit einer bestimmten Länge der vegetativ wachsenden, frei horizontal von den Zweigen abstehenden Lappen verbunden, auch hier dürfte eine Hemmung des vegetativen Wachsthums vorliegen.

III. Ueber das Wechselverhältniss zwischen Apothecien- und Soredienerzeugung je nach den äusseren Bedingungen.

Dass ich in diesem Kapitel ähnlich wie in den vorhergehenden die Hypogymnien in den Mittelpunkt der Betrachtung rücke, hat seinen Grund in der Verschiedenartigkeit des Verhaltens von Arten dieser Untergattung, die einander im übrigen sehr ähnlich sind. Wenn auch die Erörterung derartiger Differenzen hauptsächlich die Aufgabe der morphologisch-systematischen Studie in der „Hedwigia“ ist, so lässt sich doch ein kurzes Eingehen auf diese Erscheinung hier nicht vermeiden.

Auffällig ist bei einigen Hypogymnien das Ueberwiegen der Fortpflanzung durch Soredien. Weniger noch bei *P. physodes*, wo neben der stets reichlichen Soralbildung eine fast ebenso üppige und verbreitete Production von Pycnoconidien einhergeht, während die Ascosporenfrucht bei dieser Flechte ein zwar keineswegs häufiges, aber doch auch nicht ungewohntes Vorkommniss ist. Anders *P. tubulosa*! Von dieser sind Spermogonien gar nicht bekannt, Apothecien gehören bei ihr zu den grössten Seltenheiten. Diese Flechte ist in der That in jene biologisch so interessante Gruppe zu stellen, bei der die Sporenfrüchte zu Gunsten des Fortpflanzungsorganes des Consortiums, der Soredie, völlig in den Hindergrund treten. Es ist mir nicht gelungen, die Bedingungen aufzudecken, unter denen *P. tubulosa* zur Apothecienbildung schreitet, bemerkenswerth ist es jedenfalls, dass sie von Harmand in den Vogesen mehrfach mit diesen Organen angetroffen worden ist. Während sie mir auch

von verschiedenen anderen Localitäten mit vereinzelten Früchten bekannt ist, habe ich doch in den Alpen vergebens danach gesucht, was um so auffälliger ist, als die mit ihr dort vergesellschaftet wachsenden anderen, soredienproducirenden Hypogymnien theils häufig, theils wenigstens hin und wieder Apothecien tragen.

Bei *P. vittata* liess sich deutlicher als bei *P. physodes* eine Wechselbeziehung zwischen der Production von Apothecien und von Soralen feststellen. Exemplare, denen die Gunst äusserer Bedingungen eine reichliche Entwickelung von Ascusfrüchten gestattet hatte, zeigten eine auffällig geringe Neigung zur Soralbildung, ja, ich habe sogar grosse Thalli mit zahlreichen Apothecien und nur wenigen Soralen an den Lappenenden gesehen (Fig. 59, Taf. XIII)[1]. Diese Sorale waren dazu noch fast alle an den tiefer gelegenen Lappen des horizontal auf Tannenzweigen vegetirenden Thallus zu finden, die durch jüngere, üppige, apothecientragende Lappen überwuchert waren. Jene tiefer gelegenen Lappen befanden sich natürlich in ganz anderen Beleuchtungs- und Feuchtigkeitsverhältnissen, als die oberflächlich sich ausbreitenden. Ausserdem ist hervorzuheben, dass die Sorale dieser Thalli überhaupt nur spärlich Soredien zu produciren scheinen; sie sind im Verhältniss zur Grösse der Lappen klein und meist wenig oder gar nicht zertheilt.

In anderen Fällen beobachtete ich reichliche Soralentwickelung schon an viel kleineren Exemplaren, während die Apothecienbildung ganz unterblieb.

Es ist als sichergestellt anzusehen, dass für dieses verschiedene Verhalten äussere Umstände verantwortlich zu machen sind. *P. vittata* ist nach meinen Beobachtungen offenbar eine Flechte, die einen gewissen, nicht zu niedrigen Feuchtigkeitsgehalt der Luft zu ihrem Gedeihen nöthig hat, da man sie nur an Orten findet, die der Einwirkung austrocknender Luftströmungen entzogen sind. Im Tieflande ist diese Feuchtigkeit wohl immer mehr oder minder an den Schatten von Bäumen oder Gebüschen in Waldungen oder an Abhängen in der Nähe von Mooren gebunden, daher Fehlen der Apothecien, reichliche Soredienbildung (Taf. X, Fig. 37). In etwas höheren Lagen grösserer Gebirge, wie die Alpen, kommt zu der stärkeren Sättigung der dünneren Luft vielfach eine stärkere Insolation, die ihrerseits bestimmend auf das Wachsthum unserer

1) Nach meinen Erfahrungen dürfte jedoch Crombie (British Lichens I, p. 261) nicht zu der Behauptung berechtigt sein: „The thallus does not apparently become sorediiferous at the apices of the laciniae.“

Flechte in der hier behandelten Hinsicht einwirkt: Aehnlich wie bisweilen die in den Wipfeln der Waldbäume erwachsene *P. physodes* selbst im Tieflande reichlich Apothecien bildet, so wird auch hier bei *vittata* durch den stärkeren Lichtgenuss die Production von Ascusfrüchten an gut beleuchteten und dabei von stetig feuchter Luft umgebenen Standorten begünstigt (Fig. 59, Taf. XIII).

Nebenbei bemerkt, scheinen bei den verschiedenen Arten der *physodes*-Gruppe Differenzen in dieser Hinsicht zu bestehen: so traf ich die forma *glauca* der *P. obscurata* in dem für ihre Entstehung nothwendigen Halbschatten der Alpenwaldungen vielfach mit Apothecien versehen an, die viel grösser und zahlreicher waren (Fig. 56, Taf. XII), als ich sie jemals an den stärker belichteten Individuen der forma *obscura* bemerkt habe[1]). Trotzdem ist aber an den *glauca*-Exemplaren keinerlei Abschwächung der Soredienproduction wahrnehmbar; im Gegentheil, ausser den Terminalsoralen bestimmter Lappen treten noch oberflächliche Soredienbrutstätten von geringerer Ausdehnung auf, sodass also in diesem Falle beide Fortpflanzungsweisen unter den gleichen Bedingungen reichlich nebeneinander vorhanden sind.

Auch bei *Menegazzia terebrata* liess sich an den beobachteten Apothecien-bildenden Exemplaren (bekanntlich in Centraleuropa eine Seltenheit) keine Verringerung in der Erzeugung des Fortpflanzungsmittels des Consortiums bemerken, auch hier sah ich Thalli, die ausser mit zahlreichen Apothecien auch mit vielen, üppig entwickelten Soralen[2]), theilweise sogar mit jenen zerschlitzt luxuriirenden Soralformen, die in Kap. IV Erwähnung finden, ausstattet waren (Taf. X, Fig. 35, Apothecien besonders auf der rechten Seite des Thallus, ferner Textfig. 5 bei A, p. 460). Immerhin wäre

1) Abweichend von der *f. glauca* der *P. obscurata* habe ich die *f. glauca* der *P. farinacea* var. *obscurascens*, welche mit jener zusammen im Halbschatten vorkommt, (Taf. X, Fig. 38), stets ohne Apothecien gefunden, wie ja überhaupt diese Species in der Umgebung von St. Anton am Arlberg nur selten Ascusfrüchte producirt: ganz vereinzelt auf stark belichteten Tannenzweigen kleine Apothecien. Wenn auch wegen meines nur beschränkten Beobachtungsgebietes und wegen der kurzen Dauer meines Aufenthaltes (etwa 2 Wochen) keine Verallgemeinerung zulässig ist, so war der Unterschied zwischen den unter gleichen, oekologischen Verhältnissen gedeihenden *glauca*-Formen der beiden bisher nicht scharf unterschiedenen Arten bei der Menge von Einzelbeobachtungen auffällig und allgemein genug, um den Zufall auszuschliessen.

2) Vergl. hierzu auch die gute Abbildung bei Schaerer, Enum. Lich., tab. III. Figur 3.



es von Bedeutung, das Verhalten dieser Flechte in der Antarktis kennen zu lernen, wo sie (laut Nyl. Syn. 402) „abundanter fertilis“ ist[1]).

Am wenigsten unter allen bisher beobachteten Fällen ist von einer solchen Vertretbarkeit des einen Fortpflanzungsorgans der Flechte durch das andere bei einer erst in Kap. IX genauer zu besprechenden Form der *P. physodes* zu bemerken, bei welcher der sonst stets einheitliche, feine lecanorine Rand der zahlreichen und wohlausgebildeten Apothecien fast regelmässig zu fein zerschlitzten, lappigen Soralflächen umgewandelt ist (Fig. 63, Taf. XIII). Also hier nebeneinander beide Fortpflanzungsweisen in gleicher Ueppigkeit, denn auch in der Soredienproduction an den Lappenenden war keine Intensitätsverringerung gegen das gewöhnliche Verhalten zu beobachten.

Im allgemeinen haben die Hypogymnien also nicht so scharfe Grenzen betreffs der Soral- und der Apothecienentwickelung[2]), wie sie bei anderen Flechten, und zwar wohl durch äussere Bedingungen veranlasst, vorkommen.

So scheint nach meinen Beobachtungen z. B. *Nephromium laevigatum* eine ziemlich ausgesprochene Verschiedenheit in dieser Hinsicht an den Tag zu legen. Ich fand die zwischen Moos und

---

1) Ferner habe ich von *Ramalina farinacea*, einer in unseren Breiten wohl nur äusserst selten zur Apothecienentwickelung gelangenden Flechte, bei Sorrento Exemplare gefunden, an denen trotz reichlicher Erzeugung von Ascusfrüchten keine Verminderung in der Soredienproduction zu verspüren war. Vielmehr waren auf etwas breiteren Lappen zwischen den häufig flächenbürtigen zahlreichen Apothecien sogar vereinzelte flächenständige Sorale eingestreut (hauptsächlich hatten die Sorale allerdings die für diese Species so charakteristische Flankenstellung, welche die Apothecien seltener theilten). Jedenfalls waren die besonders üppig entwickelten, bisweilen ober- und unterseits apothecientragenden Lappen mit einer im Verhältniss zu dem übrigen Thallus nicht merklich verminderten Zahl von Soralen ausgestattet. Es scheint mir jedoch gerade das Genus *Ramalina* für unsere Frage besonders wichtig zu sein (ich erinnere nur an die *R. dilacerata*-Gruppe: diese Arbeit (Kap. I, p. 435), die morph.-syst. Arb. in der Hedwigia (Kap. I, p. 174, Anmerk.), nur gehört zu erschöpfender Behandlung eine viel umfassendere, oekologische Untersuchung, als sie mir in dieser Hinsicht bisher möglich war.

2) Bei dieser Gelegenheit mag darauf hingewiesen werden, dass diejenigen ausländischen Hypogymnien, welche keine Soredien produciren, augenscheinlich meist immer Apothecien in grösserer Zahl entwickeln (siehe die systematische Arbeit in der „Hedwigia“). Jedoch ist es nicht unmöglich, dass auch bei diesen besondere sorediènproducirende Varietäten existiren, etwa der in Kap. IX besprochenen *Evernia furfuracea sorulifera* entsprechend oder dass selbst die gewöhnliche Form unter seltener eintretenden Bedingungen zur Bildung von Soredien schreitet.

Gras am Boden vegetirenden Exemplare reichlich mit Soredien bedeckt, aber ohne Apothecien (Fig. 61, Taf. XIII, unterer Thallus), während die in nächster Nähe an Tannenstämmen und -zweigen erwachsenen Individuen umgekehrt nur Apothecien, aber keine Soredien trugen (Fig. 61, Taf. XIII, oberer Thallus, siehe Figurenerklärung). Hier ist die Wirkung der stärkeren Feuchtigkeit bei den bodenbewohnenden Pflanzen offenkundig. Uebrigens hat bereits Nylander das verschiedene Verhalten dieser Flechte gekannt, ohne allerdings einen Versuch zu machen, die Ursache desselben zu ergründen[1]).

Auch bei einigen *Roccella*-Arten[2]) kommt eine ähnliche scharfe Trennung zwischen Ascosporen- und Soredienerzeugung vor (siehe Darbishire, Monographia Roccelleorum, Bibliotheca botan. Heft 45, p. 21ff., p. 28, 31, 34, 49) und es spielt auch dabei, wie ich glaube, die Verschiedenheit des Standortes eine Rolle, worüber allerdings zur Zeit noch keine Beobachtungen vorliegen[3]).

Jedenfalls bedarf diese Frage einer umfassenderen Prüfung; es ist nicht unwahrscheinlich, dass in der verschiedenen Art der Fortpflanzung noch mancherlei interessante physiologische und Variationsverhältnisse aufgedeckt werden. Wichtig erscheint mir besonders auch ein genaueres Studium in dieser Richtung in den Circumpolarländern, wo Arten, die selbst in hohen Gebirgen, wie den Alpen, spärlich oder gar nicht zur Apothecienbildung gelangen, üppige Entwickelung von Ascusfrüchten zeigen.

---

1) Nyl. Synopsis meth. Lich. p. 320, Anmerkung: „Quo minus laevigatum est parile (h. e. margine minus sorediiferum), eo magis apothecia profert."

2) Eine Ausnahme bildet *Roccella phycopsis* Ach. (Darb. Monogr. p. 36), bei der „Apothecien nur mit Soralen zusammen vorkommen". Die Angabe Darbishire's (p. 49), dass bei *R. peruensis* Krplhbr. die Sorale „stets von Apothecien und Spermogonien getrennt vorkommen" habe ich an Zwackh, Lich. n. 519 (im Lahm'schen Herbar, die Exemplare stimmen im übrigen völlig mit Darbishires Beschreibung überein, ausserdem erkennt er in seiner Monographie diese Nummer als *R. peruensis* an) nicht bestätigen können. Ich fand an einigen Lappen eines im übrigen ausschliesslich Sorale tragenden Thallus gut ausgebildete Apothecien und Sorale zahlreich neben- und durcheinander.

3) Auch im übrigen vermochte die sorgfältige Monographie Darbishire's kein Licht über die Bedingungen der Formenmannigfaltigkeit mehrerer *Roccella*-Species — wohl wegen des exotischen Wohnortes derselben — zu verbreiten. Die reichhaltige Beigabe von Habitusbildern in Lichtdruck giebt uns wenigstens eine Vorstellung von der Variabilität dieser Flechten.



IV. Ueber die Einwirkung äusserer Bedingungen auf das Wachsthum und die Form der Sorale.

1. Ueber secundäre Wachsthumserscheinungen am Soral der *P. physodes* unter bestimmten Bedingungen.

Besonders auf gewissen horizontalen Substraten, wie z. B. an vor starkem Wind geschützten Steinen, die in Folge ihrer nicht allzu trockenen Lage augenscheinlich sowohl für die Gesammtentwickelung des Thallus als auch besonders für die Soredienproduction die günstigsten Bedingungen bieten, findet in späteren Stadien der Sorale eine eigenartige secundäre Erweiterung der Soredienbrutstätte statt, die wir bei unseren Betrachtungen über die Wachsthumsverschiedenheiten des *physodes*-Sorals nicht unberücksichtigt lassen dürfen. Die intensivste Bildung von Soredien erfolgt am äusseren Rande des Sorals. In späteren Stadien kommt es zu einem etwas engeren, seitlichen Zusammenschluss unter den äussersten Soredien. Der ganze äussere Complex gleicht dann einem unregelmässigen dicken Wulst, der den nach oben umgekrempten Soralrand bedeckt. Anatomisch ist an dieser Partie besonders hervorzuheben, dass die Oberfläche dieses lockeren Soredienhaufens aus einer continuirlichen, dünnen Schicht dicht verwachsener Hyphen, die zum Theil gebräunt sind, gebildet wird. Ich stehe nicht an, diesem eigenartigen Abschlussgewebe den Beinamen „secundäre Rinde“ zu geben. Da es hin und wieder an einzelnen Stellen abermalige Durchbrechung durch neu gebildete, natürlich unberindete Soredienhäufchen erfährt, so ist es leicht verständlich, dass im Laufe der Zeit ein recht complicirtes Gebilde zu Stande kommt.

Die secundäre Rinde weist zwar nicht jenen geschlossenen, paraplektenchymatischen Bau auf, der für die primäre oberseitige Rinde der Sorallappen und des übrigen Thallus charakteristisch ist, aber die Umschliessung scheint doch eine ziemlich gleichmässige zu sein. Die untereinander verklebten Hyphen sind ziemlich kurzgliedrig, wie ja das ganze Hyphengewebe in den Soredien wegen seiner besonders engen Verbindung mit den Algen kurze Zellen besitzt und es entsteht durch ihre seitliche Vereinigung ein Gewebe, das wenigstens entfernt einer paraplektenchymatischen dünnen Rinde vergleichbar ist.

Die Entstehung dieser secundären Veränderung glaube ich mit den Standortsverhältnissen, unter denen die betreffenden Exemplare

vegetirten, in Zusammenhang bringen zu dürfen. Schon oben habe ich auf die für die Pflanze optimalen Wachsthumsbedingungen hingewiesen, welche sich in der Grösse des gesammten Thallus, der Breite der vegetativen Lappen und der besonderen Ausdehnung der zu Soralen umgewandelten Lappenenden zu erkennen geben. Ferner spielt die horizontale Orientirung des Thallus beim Zustandekommen dieser Erscheinung eine gewisse Rolle. Die Soredien bleiben nämlich längere Zeit mit ihrer Ursprungsstätte in Zusammenhang als an senkrechten Substraten, wo der Thallus den Luftbewegungen mehr Angriffspunkte bietet. Während nun die Intensität der Soredienproduction im Innern keineswegs nachlässt, scheint sich an den peripher gelegenen ältesten Soredien, besonders an denen des umgekrempten Randes, das Bedürfniss nach einem Schutz gegen äussere Unbilden geltend zu machen, dem durch Bildung der soeben beschriebenen Rinde Rechnung getragen wird.

Diese Erscheinung ist wegen der fortgesetzten Erzeugung von Soredien noch zum Soral selbst hinzuzurechnen, anders verhält es sich mit jugendlichen, beiderseits berindeten Lappen, die an alternden Soralen bisweilen an diesen ihren Entstehungsorten zur Entwickelung gelangt sind.

Uebrigens existirt auch eine Art von wirklicher isidienartiger Zweigbildung am Soral, aber diese findet nur auf der Rückenfläche des auf seiner Innenseite soredientragenden Lappenendes unter gewissen Umständen statt. Es treten nämlich dort bisweilen an älteren Soralen ähnliche Ausstülpungen auf, wie sie sonst auf den central gelegenen Theilen der Lappen zu finden sind. Diese Auswüchse unterscheiden sich ausser durch ihren Ursprungsort besonders durch ihre gleichmässige Bekleidung mit der paraplektenchymatischen Rinde von den oben beschriebenen starken Erweiterungen der Soredienbrutstätte. Ihr Aufreissen entspricht genau dem der Auswüchse, welche an den weiter nach dem Centrum des Thallus gelegenen Theilen der Lappen unter den weiter unten geschilderten Verhältnissen entstehen.

Endlich ist noch einer Erscheinung zu gedenken, die ebenfalls zur secundären Erweiterung der *P. physodes*-Sorale beizutragen vermag. Unter den erwähnten, für das vegetative Wachsthum, wie für die Bildung grosser Sorale günstigen Bedingungen behält nämlich der äussere Rand des Sorals die Fähigkeit, weiter zu wachsen. Gerade dieser Zuwachs, der sich oft als 2 mm und darüber breiter Saum an das primäre Soral anschliesst, pflegt be-

sonders die eben erwähnten Buckel und isidienähnlichen Bildungen auf seiner Oberseite zu bilden, während das aus dem terminalen Theile des früher geschlossenen Ursprungslappens hervorgegangene Primärsoral, von ihm durch eine an Stelle des primären Randes verlaufende Umknickung oberflächlich deutlich getrennt, eine meist völlig glatte Rückenfläche besitzt. Es ist nicht zu verwundern, dass gerade in diesem secundären Saum in Folge seines ungleichmässigen Wachsthums hier und dort durch Zerreissen Löcher entstehen[1]).

2. Die dendritische Zerschlitzung der Soralfläche bei *P. vittata* und *Menegazzia terebrata*.

Ein merkwürdiger, meines Wissens bisher noch nicht bekannter Process spielt sich an gewissen Standorten bei der Soralbildung an den Zweigspitzen der *P. vittata* ab[2]). Der meist ziemlich schmale, bandförmige Lappen verzweigt sich an seiner Spitze gewöhnlich in 2—5 nicht mehr lang werdende Aeste. Schon vor der Zeit, wo sich die gonidienführende Oberseite derselben von der braunen Unterseite durch einen Riss trennt, macht sich an ihr ein eigenartiges Ausdehnungsbestreben zu einem ziemlich breiten, plattenartigen Gebilde geltend, wodurch auch wohl wie bei *P. physodes* das rachenförmige Aufreissen dieser Lappenenden bewirkt werden mag.

Da nun aber der Zuwachs an manchen Stellen offenbar mit dem Ausdehnungsbestreben der Gesammt„platte" nicht gleichen Schritt hält, so entstehen an verschiedenen Punkten derselben kleine Lacunen, die sich zunächst zu winzigen Durchbrechungen erweitern. Zwischen ihnen treten dann noch hier und da weitere kleine Lücken auf, wohl in ähnlicher Weise, wie ich es in der „Festschrift für Schwendener" an den auffälligeren Bildungen bei *Umbilicaria*, *Peltigera*, *Cladonia* und *Ramalina* ausführlich dargelegt habe, bei denen die Lückenbildung am ganzen vegetativen Thallus und zwar entweder nur an der unteren Thallusschicht (*Umbilicaria*, *Peltigera*) oder als völlige Durchbrechung auftritt

1) Dies erinnert uns an das Aufreissen der secundären Buckel am Soral der *Physcia ascendens*, welches als eine für diese Flechte charakteristische Erscheinung in Kap. I, 3, p. 433, 434 eine Darstellung in Wort und Bild erfahren hat.

2) Ueber die gewöhnlichen, ungegliederten Sorale der *P. vittata* vergl. die morph.-systematische Arbeit in der „Hedwigia", XL, Kap. I, p. 189, Kap. IV, p. 224, sowie daselbst die Textfigur 16 *a*—*c*.

(*Cladonia*, *Ramalina*). Im Gegensatz zu den genannten Formen ist also der Spaltungsprocess bei unserer Flechte auf den Bereich der zum Soral umgewandelten Lappenspitze beschränkt (Taf. X, Fig. 37 unten rechts, Taf. XII., Fig. 55, siehe Figurenerklärung, endlich „Hedwigia“, XL, p. 225, Textfig. 16*d*, *e*).

Die im Gefolge der Lückenbildung stattfindende Zerspaltung dieses Lappenendes setzt sich weiter fort. Durch das fortwährende Weitersprossen dieser zarten Randlacinien des Sorals entsteht schliesslich ein sehr fein dendritisch „verzweigtes“, büschelig-fächerförmiges Gebilde, das zu einem Theil durch Zerreissen der die Durchbrechungen trennenden Gewebebrücken, zum anderen aber auch wohl durch selbstständige Gliederung des unter bestimmten Umständen noch wachsthumsfähig bleibenden äusseren Soralrandes entsteht.

Da sich nun die eben beschriebenen fein zerschlitzten Sorale und mehr einheitlich plattenförmig ausgebildete nicht selten an einem einzigen Thallus vorfinden, so könnte man dazu kommen, die verschiedene Ausbildung als durch Altersunterschiede bedingt anzusehen. Gegen diese Auffassung müssen sich von vorneherein Bedenken erheben, weil man vielfach Exemplare antrifft, deren Sorale trotz senilen Kahlwerdens ihrer Soredienbrutfläche keine Zerschlitzung zeigen.

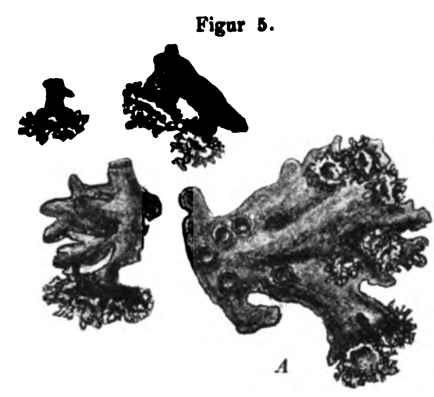
Prüft man die Fundstätten der *P. vittata* genauer, so wird man bald inne, dass stark zerschlitzte Sorale nur an schattigen Stellen vorkommen; die am stärksten dendritisch aufgelösten sind oft fast ganz von Moosen überdeckt, in deren Gesellschaft diese Art bekanntlich mit Vorliebe wächst. Die frei an die Luft grenzenden Sorallappen derselben Exemplare sind nicht so stark zerschlitzt, ihre Soredienproduction ist überhaupt nicht so üppig, wie an den dunkler und feuchter gelegenen Soralträgern. Je mehr die Individuen dem Einfluss stärkerer Feuchtigkeit entrückt sind, desto geringer ist die Zertheilung der Soralfläche („Hedwigia“ XL, Textfig. 16*b*, *c*).

Von den *Menegazzia*-Soralen ist, da diese Organe überhaupt in den systematischen Beschreibungen nur geringe Beachtung gefunden haben, bisher nur eine einzige Form oberflächlich bekannt. Es sind dies kreisrunde, meist weniger als 1 mm grosse, köpfchenförmige Gebilde, welche auf meist sehr kurzen, offenbar nur zu diesem Zweck gebildeten, in der Mittellinie der Lappen entspringenden Zweiglein als terminale Bekrönung sitzen. Meist

sind diese Köpfchen völlig geschlossen und wohlgerundet, so besonders an Felsen, die eine ziemlich sonnige Lage haben (Taf. X, Fig. 33) [1]).

In auffälliger Weise verschieden sind hiervon die Sorale solcher *Menegazzia*-Exemplare, die an schattenden Baumstämmen oder an anderen Standorten mit grösserer Feuchtigkeit vegetiren. Bei diesen ist wenigstens an den erwachsenen Soralen oft fast allgemein ein centrales Loch, das in die Markhöhle führt, zu bemerken. In jugendlichen Stadien sind auch diese Sorale geschlossen. Augenscheinlich wird diese nachträgliche Durchbrechung durch ungleichmässiges Wachsthum und zwar durch intensiveren Zuwachs an den peripheren Theilen des Sorals hervorgerufen. Die Sorale erscheinen wegen dieser Ausdehnung am Rande breiter als die zuerst erwähnten, kopfförmig geschlossenen (Taf. X, Fig. 34, Beginn der centralen Durchbrechung an dem untersten Soral der Textfig. 1).

Figur 5.



Menegazzia terebrata.
Verschiedene Lappen mit stark zerschlitzten Soralen, *A* auch mit mehreren Apothecien. $\frac{3}{1}$.

Ziemlich selten scheint eine Form des Sorals bei unserer Flechte zu sein, welche die eben beschriebene noch übertrifft, sich also noch mehr von dem gewöhnlichen geschlossenen Köpfchen entfernt. Um so interessanter ist dieses Extrem. Es sind nämlich an Individuen mit den einfachen, runden Soralen bisweilen Stellen zu finden, an denen die äussere Umrahmung des Sorals nicht so kurz bleibt, sondern eine eigenartige Erweiterung erfährt; mit dieser zugleich erfolgt eine fast netzförmige Durchbrechung bezw. Zerschlitzung des Randes (Taf. X, Fig. 35, Textfig. 5), also eine ähnliche Erscheinung, wie sie bei *Parmelia vittata* beschrieben worden ist.

1) Die Exemplare von solchen Standorten unterscheiden sich auch sonst ziemlich beträchtlich von den im Schatten der Bäume erwachsenen. Die Lappen sind schmäler, starrer und nähern sich mehr der Cylinderform, die Pflanzen der Baumrinden hingegen haben breitere, schlaffere Lappen, die sich durch ihre flache Oberseite mehr der hier häufig mit ihr zusammenlebenden *P. physodes* nähern. Man vergl. Taf. X, Fig. 33 mit den daneben stehenden Figg. 34 und 35.

Da ich diese Form, durch allmähliche Uebergänge mit der gewöhnlichen verbunden, nur an einzelnen Exemplaren des Berliner Herbars (von verschiedenen Localitäten) so extrem ausgebildet angetroffen habe, so ist es mir leider nicht möglich gewesen, über ihre Entstehungsbedingungen etwas Genaueres zu ermitteln. Vielleicht kommen hier dieselben Verhältnisse wie bei *P. vittata* in Betracht. Ins Auge zu fassen ist hierbei jedenfalls wieder Schatten und Feuchtigkeit. In Verdacht, derartige luxuriirende Soralbildungen hervorzurufen, habe ich einige herabwachsende Baummoose, welche natürlich die von ihnen theilweise überzogene Flechte feuchter erhalten, als wenn dieselbe völlig frei an die Luft grenzt. Von künftigen Beobachtern wird jedoch auch das Alter der betreffenden Sorale berücksichtigt werden müssen.

V. Ueber die Bedingungen isidienähnlicher Sprossungen bei *P. physodes* und *P. tubulosa*.

Starke Runzelbildung und mehr oder minder isidienähnliche Sprossung auf der Oberfläche central gelegener Thalluslappen kommt bei diesen beiden Flechten ausschliesslich auf solchen Substraten vor, wo ein besonders fester placodiumartiger Zusammenschluss der Thalluslappen ermöglicht ist, also wohl auf glatten, unbewachsenen Steinen, an dem Holz frei stehender Umzäunungen, an der Rinde von Chausseebäumen, nicht aber an dünnen Zweigen und an Bäumen, die zu Beständen vereinigt sind oder an bemoosten Steinen. Besonders an Chausseebäumen trifft man bisweilen gute Beispiele für diese Erscheinung. Die in in so exponirter Lage erwachsenen Individuen waren gezwungen, sich dicht geschlossen dem Substrat anzuschmiegen.

Die verhältnissmässig locker wachsenden Exemplare auf Erde, z. B. in den Haiden des Festlandes oder in den Dünen der friesischen Inseln (z. B. Taf. VIII, Fig. 22) zeigen nichts von Runzeln und oberflächlichen Auswüchsen. Ueberhaupt ist dieses Fehlen in allen jenen Fällen zu bemerken, wo der seitlichen Verzweigung und Ausbreitung der Lappen keine oder nur geringe Schwierigkeiten durch benachbarte Thallustheile bereitet werden.

Besonders stärkere Feuchtigkeit scheint die Isidienbildung auf der Lappenoberfläche (sowohl bei *physodes* als auch bei *tubulosa*) zu begünstigen, natürlich dichtgedrängte Lappen vorausgesetzt. Es sei dies an einigen concreten Beispielen dargelegt.

Von *P. physodes* kommt an den Zaunlatten aller ostfriesischen Inseln eine sehr intensiv isidiöse Form vor, die im Centrum älterer Thalli dicke (4 mm und darüber), wulstige Erhöhungen entwickelt, welche ganz aus den dicht aneinander gedrängten Isidien bestehen (Taf. IX, Fig. 29). Diese reissen an ihrer Spitze kraterförmig auf und bilden Soredien. Die mächtigen Isidienpolster entstehen offenbar auf verschiedene Weise. Zum Theil sind es die sich aneinander drängenden seitlichen Lappenränder der bereits zusammengeschlossenen Partien, nicht sehr weit vom Thallusrande, welche den Anfang mit der Bildung dichter Isidien machen. Hauptsächlich aber sind es durch das dichte Wachsthum emporgewölbte Mittelpartien mancher Lappen, die für diese Sprossungsthätigkeit in Betracht kommen. Bemerkenswerth ist die Betheiligung der nächsten Umgebung abgestorbener Spermogonien an diesem Process. Diese Organe, in queren Bändern nahe zusammenstehend, lassen napfförmige, oft auch unregelmässigere Höhlungen zurück, die besonders an den besprochenen Exemplaren ziemlich tief sind. Die dazwischen gelegenen vegetativen Thallustheile wachsen später isidiös aus und stellen damit ebenfalls ihr Contingent zu diesem secundären Wachsthumsprocess. Ich möchte diese starke Isidiensprossung mit der grösseren Feuchtigkeit der Seeluft und den reichlicheren Niederschlägen in Verbindung setzen.

Noch mächtiger (8—9 mm) ist die Erhebung dieser dichten Sprossungen an einer anderen Stelle, wo ich ebenfalls glaube, dass die Feuchtigkeit, wenn auch nur zum Theil, die Ursache dieser ausserordentlichen Polsterbildungen ist. Schon bei den Exemplaren von den Zaunlatten der Inseln sahen wir, dass die Isidiensprossung bereits ziemlich nahe dem Thallusrande beginnt. Hier haben wir es mit einem noch extremeren Verhalten zu thun. Die an Chausseebäumen gewachsenen Individuen zeigen am oberen Rande nur kleine Lappen und gleich dahinter steigt schon der Thallus zu jenem immer höher sich aufthürmenden, festen Polster an, das aus labyrinthisch-hirnartig zusammengedrängten kleinen Lappen besteht (Taf. IX, Fig. 27, 28). Der isidiöse Ursprung dieser Lappen ist besonders nahe dem Rande leicht nachweisbar, aber auch im Centrum kann man sich auf Querschnitten leicht von ihrer Entstehungsart überzeugen. Die Isidien verbreitern sich gegen die Oberfläche hin und geben neuen Sprossungen den Ursprung, woraus sich das stetige Dickerwerden des Polsters gegen das Centrum hin erklärt. Nach unten zu bemerken wir Sorallappen, die typisch heruntergebogen und aufgesprungen sind.

Auf demselben Substrat, zusammen mit den soeben beschriebenen *physodes*-Polstern, traf ich eine Form der *P. tubulosa*, deren Lappenoberfläche nicht weit vom Rande auch an jugendlichen Exemplaren so stark und gleichmässig isidiös entwickelt war, wie es mir sonst an anderen Orten nicht einmal bei sehr alten Individuen vorgekommen ist (Fig. 30, Taf. IX, man vergleiche damit die glatten, zum Theil jedenfalls älteren Thalli, z. B. Fig. 20 der Taf. VIII). Die centralen Theile des Thallus waren bis nahe an den Rand mit einem mehligen, grünlich-grauen Staube dicht bedeckt.

Nicht unberücksichtigt dürfen wir die ansehnlichen Unterschiede lassen, welche sich in diesem Falle an den beiden Arten unter den nämlichen Bedingungen zu erkennen geben. *Physodes* häuft in der oben geschilderten Weise Lappen über Lappen und wächst in Folge dessen zu einem mächtigen, bei ihr sonst nicht bekannten Polster heran, das im Verhältniss zu seiner Grösse meist wenig zur Sorendienproduction neigt. Ganz anders *tubulosa*! Bei ihr erfolgt keine so stark polsterförmige Erhebung, die Runzeln und Isidien auf der Lappenoberfläche bleiben niedrig und lösen sich frühzeitig in das feine Soredienpulver auf. Die nach oben gerichteten Lappen an den Thalli sind noch glatt und haben das für *tubulosa* charakteristische, etwas blasig-bauchige Aussehen. Dieser obere Rand kann, wenigstens in manchen Fällen, die gewöhnliche Ausdehnung erlangen, ohne zur Isidienbildung zu schreiten. Die stärker aufgerichteten Lappen dagegen, welche an der Spitze Soralkappen produciren, sind hier offenbar früher als an anderen Orten disponirt zu sorediler Auflösung ihrer Oberfläche.

Fassen wir nun die Umgebung des Standortes ins Auge, an dem die geschilderten *physodes*- und *tubulosa*-Individuen gewachsen sind. Zunächst kommen hier die gewöhnlichen, schon im Anfang dieses Capitels angedeuteten Bedingungen, unter denen Flechten an Chausseebäumen vegetiren, in Betracht: die ungebrochene Kraft der Luftströmungen, welche die Laubflechten zu einem festeren Anhaften und geschlosseneren Wuchs zwingt, besonders aber der häufige und rasche Wechsel zwischen Durchfeuchtung und Austrocknung. Doch auf diesem Wege kommen wohl nie Thalli von solcher Polsterhöhe wie der von Fig. 28, Taf. IX zu Stande. Dazu bedarf es wohl einer besonders wasserreichen Atmosphäre, wie sie in der Umgebung von Marschländereien entsteht, wenn diese durch Stauen unter Wasser gesetzt werden. Auch später giebt der schwere Boden die Feuchtigkeit nur langsam ab. Ich habe an freistehenden

Chausseebäumen, die sich in trocknerer Umgebung befanden, wohl niedrige und kleinlappige Polster gesehen, aber niemals so stark entwickelte wie das von Fig. 28.

VI. Ueber die Einwirkung der Beleuchtungsintensität auf die Farbe des Thallus und auf seine Gestalt.

a) Ueber den Einfluss der Beleuchtungsintensität auf die Thallusfarbe der Hypogymnien in den Alpen.

Der verschieden hohe Lichtgenuss ist wohl die Veranlassung zu der Farbendifferenz, welche mehrere Angehörige unseres Formenkreises in ähnlicher Weise zu erkennen geben: *P. tubulosa, vittata, obscurata* und *farinacea* var. *obscurascens*. In höheren Gebirgen, besonders an Stellen, wo sie mehr der Sonne ausgesetzt sind, erscheinen diese Pflanzen dunkler gefärbt, während sie an Orten, wo sie weniger intensiv beleuchtet sind, aschgraue bis grüngraue Farbentöne besitzen.

In scharfem Gegensatze zu den übrigen Arten steht *P. physodes*, bei der die Farbenunterschiede eine viel geringere Ausdehnung zeigen. *Obscurata*, *vittata* und *obscurascens* erhalten bei stärkerer Exposition dunkelbräunliche Farbe, während die ihnen häufig benachbarte *P. physodes* ihr charakteristisches Grau fast unverändert beibehält. Bisweilen ist allerdings das Thalluscentrum als der älteste Theil etwas dunkler grau gefärbt, erreicht aber niemals die schmutziggrünlichgraue bis schwärzliche Farbe, in der *P. tubulosa* unter den gleichen Verhältnissen erscheint.

Bezeichnend für unsere bisherige geringe Kenntniss dieser Flechtengruppe ist es, dass sich nirgends in der Literatur auch nur eine Andeutung betreffs der verschiedenen Färbung je nach den Standortsverhältnissen findet. Und doch giebt es wohl kaum einen auffälligeren Farbengegensatz im Bereich der Flechten als beispielsweise bei *P. obscurata*, je nachdem sie an einem den Sonnenstrahlen leicht zugänglichen Orte oder ohne eine solche directe Besonnung wächst.

Meine vergleichenden Beobachtungen über das Verhalten der *P. obscurata* wurden in den Bergwaldungen bei St. Anton am Arlberg ausgeführt, die für diese Zwecke durch das üppige Wachsthum der Flechte unter den wechselnden Terrainverhältnissen besonders geeignet waren.

An alten Tannenstämmen, die durch ihre dichten Kronen Schutz gegen directes Sonnenlicht gewährten, andererseits aber durch ihre Stellung an Abhängen dem diffusen Tageslicht Zutritt gestatteten, war eine breiterlappige Form oft in riesigen Exemplaren zu finden, deren Farbe fast dem gewöhnlichen *physodes*-Grau entsprach, mit einem Stich ins Bläuliche. Ich will sie als forma *glauca* bezeichnen (Fig. 56, Taf. XII).

Den Uebergang von dieser Farbe zu dunkleren Tönen kann man unter günstigen Umständen an einem einzigen Exemplar verfolgen. Die exponirteren Theile sind dunkler gefärbt als solche, die in stärkeren Stammvertiefungen oder im Schutze anderer Flechten erwachsen sind. Je mehr der betreffende Standort den Sonnenstrahlen ausgesetzt ist, um so dunkler ist nach meinen Erfahrungen die assimilirende Thallusoberfläche der *obscurata* gefärbt: forma *obscura*; ich sehe hier zunächst noch ab von einer damit concurrirenden Erscheinung, den im Schatten hellen, in Licht dunklen bis schwarzen Linien und Bändern, welche die Oberseite häufig unregelmässig in Felder zerlegen und die an anderer Stelle besprochen werden (Cap. VII).

Es darf nicht versäumt werden, auf die Ungleichmässigkeiten in der Färbung der Thalli, sowohl bei *obscurata* als auch bei *obscurascens* an Uebergangsstandorten hinzuweisen. Es ist nämlich an denselben die Braunfärbung häufig fleckenweise stärker ausgebildet, während andere Stellen desselben Lappens, welche diesen braunen Flecken benachbart sind, noch mehr grau gefärbt erscheinen. In Fig. 31, Taf. IX[1]) gebe ich einen Beleg dafür: Das obere grössere Exemplar von *P. farinacea* var. *obscurascens* ist fast ganz braun gefärbt, nur die oberen jugendlichen Lappen haben noch die graugrünliche Farbe, ausserdem sind einige gleichfarbige Flecke auf den im übrigen braunen älteren Lappen zu bemerken. Das den untersten Theil des Borkenstückes bedeckende zweite Exemplar von *obscurascens* ist ein Theil von einem grösseren Thallus. Es besitzt nur vereinzelte braune Flecken von geringer Ausdehnung, die weitaus grösste Partie des Thallus hat die Farbe des oberen Randes des anderen *obscurascens*-Individuums.

Die hellgrünlich-graue Farbe des oberen Randes, des jüngsten Theiles an einem Thallus, bedarf keiner weiteren Erklärung; dass

---

1) Betreffs dieser Figur verweise ich auf die Tafelerklärung, da einige Lappen der in diesem Falle auch gebräunten *P. vittata* dicht neben den *obscurascens*-Individuen zu sehen sind (v_1 und v_2).



aber auch an älteren Thalluspartien die dunklere Färbung so ungleichmässig auftritt, ist eine vor der Hand nicht erklärbare Erscheinung.

Auch *P. vittata* erfährt im Hochgebirge an stark beleuchteten Stellen eine ziemlich intensive Braunfärbung der Assimilationsfläche (Fig. 31, Taf. IX v_1 und v_2, Lappen zwischen *P. farinacea* var. *obscurascens*). In der morphologisch-systematischen Arbeit in der „Hedwigia" (p. 227, Anmerk.) wird es als sehr wahrscheinlich hingestellt, dass Nylander unter seiner *P. hypotrypanea* gerade diese Standortsform der *P. vittata* verstanden hat.

Diese Exemplare zeichnen sich vor den mit hellerer, mehr graugrüner Oberseite versehenen Thallis durch ihre geringere Grösse in allen Proportionen aus. Vielleicht spielt hierbei die häufigere Austrocknung eine Rolle.

Aehnlich wie *P. vittata* zu voller, üppiger Entfaltung des vegetativen Thallus augenscheinlich einer bestimmten, nie zu tief herabsinkenden Feuchtigkeit bedarf, so findet sich die *P. obscurata* f. *glauca* in den Eingangs dieses Kapitels (p. 465) erwähnten, besonders breitlappigen Formen nur im Halbschatten an Stämmen, deren Rinde schon wegen der Unmöglichkeit eines directen Zutritts der Sonnenstrahlen nicht völlig austrocknen kann. Ebenso ist auf die stetige grössere Luftfeuchtigkeit in mehr geschlossenen Beständen im Vergleich zu stark besonnten, frei stehenden Stämmen Rücksicht zu nehmen.

Zum Schluss müssen wir noch kurz auf die Abweichung der *P. tubulosa* in der Farbe an intensiv beleuchteten Standorten im Hochgebirge gegenüber den bisher besprochenen Hypogymnien hinweisen. Bei diesen herrschte stets ein bräunlicher Ton vor, *P. tubulosa* dagegen erscheint an solchen Stellen schwärzlich-schiefergrau oder schmutzig-dunkelgrünlichgrau. Vielleicht sind in diesem Falle die in der Rinde abgelagerten Stoffe anderer Art als bei den übrigen (siehe auch Hedwigia XL, p. 219, 220, Anmerk.).

b) Ueber den Einfluss stark schattiger Standorte auf das Wachsthum der Thalluszweige von *Parmelia physodes* und *Evernia furfuracea*.

Dass *P. physodes*, wenigstens um vollkräftig zu gedeihen, einer ziemlich hohen Lichtintensität bedarf, lässt sich durch vergleichende Betrachtung in der Natur feststellen.

Als erstes Beispiel wählen wir einen geschlossenen Bestand mittelgrosser Kiefern, bei dem noch nichts oder nur wenig herausgeschlagen ist. Am Rande dieses Gehölzes, besonders an der Sonnenseite, wird man am Stamme der Bäume weit hinauf und meist bis an den Grund wohlentwickelte, in ihrer fortwachsenden, oberen Zone ziemlich dicht zusammenschliessende Thalli finden, deren Lappen von mittlerer Breite sind und im trockenen Zustande den bekannten hellgrauen Farbenton auf der oberen Fläche zeigen.

Dringt man nun aber in das Dickicht des Bestandes tiefer ein, so verändert sich das Aussehen der Thalli unserer Flechte ziemlich rasch merklich. Theilweise lassen sich die Abweichungen schon aus den von uns gegebenen Figuren auf Tafel VII erkennen. Die auf dem Kiefernborkenstück Fig. 9 den mittelständigen *P. tubulosa*-Thallus rechts und links flankirenden beiden Theile von *P. physodes*-Thallomen zeigen schon deutlich die Verschmälerung der Lappen: man vergleiche sie nur mit den auf *Calluna*-Stämmchen bei voller Beleuchtung erwachsenen Exemplaren von Fig. 4 und 5. Noch mehr in die Augen fällt der Unterschied bei einem Blick auf Fig. 2 und 3 oder gar auf das Fig. 1 dargestellte Exemplar von der Oberseite eines Steines mit seinem eng concentrirten Wuchs und den breiten, crenulirten Randlappen, das von allen am meisten der Sonne ausgesetzt gewesen ist. Aber die beiden Thallusstücke von *P. physodes* an den Seiten der *P. tubulosa* (Fig. 9) werden noch überholt in der Schmalheit der Lappen von den Exemplaren, die an den tiefer im Dickicht stehenden Kiefernstämmen gewachsen sind. Hierfür mögen die Fig. 6—8 auf Tafel VII als Bestätigung dienen. Entsprechend der geringeren Breite der Lappen ist ihr Zusammenschluss am Rande weniger dicht als bei stärker belichteten Thallomen.

Fast noch bedeutsamer als die eben behandelten Formunterschiede scheint mir die Farbendifferenz zwischen den zuletzt genannten Thallomen und den vom Licht mehr begünstigten zu sein. Es fällt nämlich auf, dass die schmalen Formen, welche durch die Fig. 6—8 repräsentirt werden, also von Stämmen, die tiefer in dem Bestande erwachsen sind, auch im trockenen Zustande ein ziemlich lebhaftes Graugrün zeigen, befeuchtet sogar fast rein grün erscheinen, während doch die gewöhnlichen Thalli unserer Flechte nur stark durchfeuchtet einen deutlich grünen Ton annehmen, trocken dagegen rein aschgrau gefärbt sind, fast stets ohne Beimischung eines Stiches ins Grünliche.

Der Grund für diesen Farbenunterschied liess sich anatomisch leicht feststellen. Es zeigte sich nämlich, dass bei den Schattenexemplaren die Rinde eine ziemlich beträchtlich geringere Dicke besitzt als bei den im vollen Licht erwachsenen Individuen. Die letzteren haben durchgängig eine Stärke von 20—30 μ, die Schattenpflanzen dagegen nur 15—22 ½ μ, selten sogar nur 12,5 μ[1]).

Doch nicht hierin allein ist der Farbenunterschied begründet, den die Schattenflechte von der stärker belichteten Pflanze derselben Art erkennen lässt. Die Hauptursache scheint mir vielmehr die geringere Ablagerung von Flechtenstoffen in der oberen Rinde der ersteren zu sein. Dies ist auch anatomisch nachweisbar. Die Lichtpflanzen besitzen eine stärker grau gefärbte Rinde, die in den äusseren Theilen deutlich gebräunt ist, die Schattenexemplare dagegen haben eine mehr gallertartig durchsichtige Rinde, die auch nach oben zu wenig oder gar nicht gebräunt ist.

Besonders überzeugend sind die Fälle, wo man an einem einzelnen Individuum die Einwirkung verschiedener Lichtintensität beobachten kann. Dies ist bisweilen möglich an Baumstämmen mit einer etwas grösserschuppigen, abblätternden Borke, z. B. an Apfelbäumen. Manchmal wächst dort ein *physodes*-Lappen von der Oberseite einer Borkenschuppe auf deren Rückseite herum und erfährt nun in dem ziemlich engen und lichtarmen Spalt die gleiche Form- und Farbenveränderung, wie wir sie für die Exemplare im Kiefernschatten festgestellt haben. *P. tubulosa* scheint einen nicht so hohen Grad von Schatten ertragen zu können wie *P. physodes*.

Auf *Evernia furfuracea* soll hier nur anhangsweise mit Bezugnahme auf die Fig. 48 und 49 der Tafel XI (siehe Figurenerklärung) eingegangen werden. *E. furfuracea* ist noch lichtbedürftiger als *P. physodes*, sie dringt daher noch weniger als diese in den Schatten der Wälder ein. Fig. 48 zeigt einen Kümmerling, den ich im Sauerlande als äussersten Vorposten nahe dem Rande eines dichten Tannenbestandes in diesen eingedrungen antraf. Charakteristica: Schmallappigkeit, Isidienlosigkeit. Die noch zierlicheren drei Thalli der Fig. 49 dürften ausser durch den Schatten noch durch die starke Concavität der Borkenschuppe (von einer alten Tanne) beeinflusst sein (die hervorstehenden Ränder der Schuppe

1) Stahl giebt, wie ich nachträglich erfahren habe, noch stärkere Differenzen zwischen der Rindendicke im Licht und im Schatten an.

sind in der Figur der Deutlichkeit halber entfernt). Die gehöhlte Gestalt der Schuppe erschwerte die Wasserzufuhr ungemein. Ueberdies ist die an Stämmen von Bäumen, welche zu Beständen zusammengeschlossen sind, mit so dichten Kronen, wie alte Tannen sie tragen, bei Regen herabrieselnde Wassermenge wohl an und für sich schon stets sehr gering. Diese Zwergthalli von *Evernia* waren also wohl hauptsächlich auf die Luftfeuchtigkeit zur Deckung ihres Wasserbedarfs angewiesen. Uebrigens ist ja der Thallus unten links in Fig. 49 offenbar wegen seiner etwas günstigeren Lage in dieser Hinsicht ein wenig breitlappiger als die beiden rechts und mehr in der Höhlung befindlichen Individuen.

c) Differenzen in der Schattenfarbe verschiedener Hypogymnien.

Es ist vielleicht nicht unangebracht, hier auf die Unterschiede kurz hinzuweisen, welche unter einzelnen Hypogymnien gerade betreffs der Schattenfarbe bestehen.

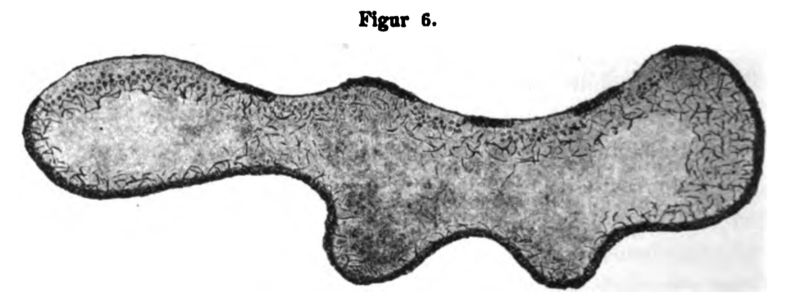
In einem dichten Bestande aus mittelstarken Fichten und Kiefern an einem Bergabhange in Nordtirol traf ich *P. physodes* und *P. farinacea* var. *obscurascens* zusammen an. Die beiden Flechten erwiesen sich als ziemlich verschieden in ihrem Verhalten gegenüber dieser geringeren Lichtintensität. Abgesehen von der charakteristischen isidiösen Soredienbildung der var. *obscurascens* im Vergleich zu der völlig glatten *P. physodes* zeigte sich bei letzterer bereits das schon erwähnte Aufhören des dichten Zusammenschlusses der oberen Randlappen, während bei der var. *obscurascens* dieses geschlossene Weiterwachsen am oberen Rande deshalb möglich blieb, weil die Lappen noch merklich breiter waren als die von *P. physodes* unter diesen Umständen (Fig. 38, Taf. X, siehe Figurenerklärung).

Besonders bemerkenswerth war aber die Farbe! *P. physodes* hatte eine fast rein grün zu nennende Farbe angenommen, die in Folge des starken Glanzes etwa den Charakter einer Oelfarbe zeigte, während die *P. farinacea* var. *obscurascens* bei geringem Glanze noch graugrün mit einem Stich ins Blaugrüne gefärbt war. Es ergiebt sich daraus, dass, während *physodes* nicht mehr im Stande ist, genügende Mengen der ihre Rinde färbenden Stoffe zu bilden, dies der unter gleichen Verhältnissen vegetirenden *obscurascens* noch möglich ist.

VII. Ueber die Felderung der Assimilationsflächen verschiedener Lichenen durch gonidienlose Partien und ihre Beeinflussung durch die Standortsverhältnisse.

Schon an jugendlichen Randlappen macht sich bei *P. obscurata* auf ihrer Oberseite eine ungleiche Vertheilung der Gonidien geltend, der — wenigstens an stark belichteten Exemplaren höherer Gebirge — eine verschiedene Färbung der oberen Rinde entspricht, wie aus Querschnitten, die nahe dem Thallusrande geführt sind, hervorgeht. An den Stellen, wo Gonidien unter der Rinde vorhanden sind, ist diese letztere hell gefärbt; fast scharf abgegrenzt sind gegen diese Theile die dunkelgefärbten Rindenpartien, unter

Figur 6.



Parmelia obscurata, f. *obscura*.
Ein von dunklen Felderungslinien durchzogener Lappen nahe seiner Spitze quergeschnitten. $\frac{33}{1}$.

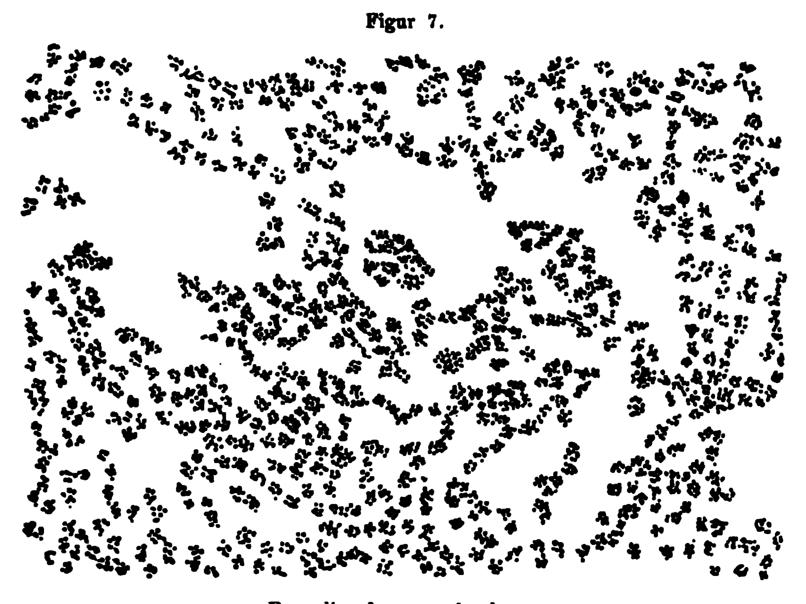
denen Gonidien nicht bemerkt werden. Vielmehr erscheinen jene Stellen, wo wir bei durchgehender Assimilationsfläche auf der Oberseite die Algen vorfinden würden, also direct unter der dunklen Rinde, von nicht so dicht geflochtenen Hyphen eingenommen wie wir sie bei Gegenwart von Gonidien dort beobachten würden. Gegen den centralen Hohlraum ist das Geflecht unter den gonidienlosen und den gonidienhaltigen Theilen gleichmässig stark und zwar etwas dichter als in den erstgenannten. Die dunklen Rindenstellen der Oberseite stimmen in ihrem Bau mit der unterseitigen Rinde überein (Textfig. 6).

Unentschieden muss leider die Frage bleiben, wie diese merkwürdige Farbendifferenz auf der Oberseite physiologisch zu Stande kommt, ob der Pilz allein dafür verantwortlich zu machen ist oder ob auch die Algen dabei insofern betheiligt sind, als durch ihre

Gegenwart vielleicht in Folge irgend welcher chemischer Einflüsse, die von ihnen ausgehen, die Bildung der hellen Rinde über ihnen begünstigt wird, während die dunklen Membranstoffe nicht zur Ausbildung zu gelangen vermögen.

In diesen Jugendstadien des Thallus haben die Algen also eine zweckmässige Lage, da sie nur unter der hellen, stärker lichtdurchlässigen Rinde angetroffen werden.

Figur 7.



Parmelia obscurata f. *glauca*.

Anordnung der Algen in einer nahe der Spitze eines zu vegetativem Weiterwachsen befähigten Randlappens gelegenen Partie. Bei dieser Flächenansicht sind der Deutlichkeit halber nur die Algen gezeichnet, das sie enthaltende Hyphengewebe des Flechtenpilzes dagegen ist weggelassen. $\frac{60}{1}$.

Die ungleiche Vertheilung der Gonidien ist nicht bloss in dem eben beschriebenen Falle, sondern auch an den einer weniger intensiven Beleuchtung ausgesetzten Exemplaren, z. B. an den jugendlichen Randlappen der bisweilen riesigen Individuen der f. *glauca* (siehe p. 465, erster Absatz) deutlich zu erkennen. Nur äussert sich das Fehlen der Gonidien hier nicht durch die dunklere Färbung der betreffenden, linien- oder schmal und unregelmässig bandförmigen Rindentheile, vielmehr stechen sie in diesem Falle meist durch die weisse Farbe von dem lebhaften Graublaugrün der gonidienführenden Lappentheile ab.

Die dunklere Färbung der gonidienfreien Linien an den oben geschilderten Exemplaren entsteht also wohl unter dem begünstigenden Einfluss intensiverer Beleuchtung.

Besonders interessant für unsere Variationsuntersuchungen wird *P. obscurata* dadurch, dass sie sich je nach den Standorten nicht bloss bezüglich der Farbe der Oberseite, sondern auch betreffs der Erweiterung der schwarzen Linien und Streifen auf Kosten der assimilirenden Theile sehr verschieden verhält.

Die schon mehrfach erwähnte f. *glauca* (siehe p. 471) weicht auch in dieser Hinsicht merklich von der bisher allein bekannten dunklen Form (*obscura*) der *obscurata* ab. Bei dieser im diffusen Lichte an Tannenstämmen üppig gedeihenden graugrünen Form bildet sich nur selten und an vereinzelten Stellen des Thallus ein etwas breiterer, schwarzer Streifen, der die Assimilationsfläche des Lappens zertheilt. Die weissen Linien und wenigstrahligen Flecke, welche auf den Randlappen der f. *glauca* den ähnlich gestalteten, aber dunkler gefärbten gonidienlosen Partien der mehr der directen Beleuchtung ausgesetzten typischen f. *obscura*-Exemplare entsprechen (Vertheilung der Gonidien bei *glauca* nahe dem Thallusrande Textfigur 7) erfahren jedenfalls keine merkliche Ausdehnung, vielfach sind sie in den centraleren Theilen des Thallus nicht mehr nachweisbar (Fig. 56, Taf. XII).

Ganz anders verhalten sich die im ganzen dunkler gefärbten, compacteren Exemplare der freien, exponirteren Lagen des Hochgebirges. Hier erweitern sich die braunen bis schwarzen Linien auf der Oberseite der Randlappen allmählich zu breiten, schwarzen Bändern, neue Trennungslinien treten auf, die eine ähnliche Verbreiterung erfahren, bis zum Schluss kleine, isolirte Assimilationsflecken übrig bleiben (Fig. 60, Taf. XIII). Dieser Process lässt sich natürlich auch an einem einzigen Exemplar von der Peripherie zum Centrum hin verfolgen. Er geht, wie die meisten Wachsthumserscheinungen bei den Flechten, augenscheinlich sehr langsam vor sich.

Dass der eigenartige Ersetzungsvorgang einer helleren, lichtdurchlässigen und daher für die Lebensthätigkeit der Gonidien eingerichteten Rinde durch eine schwarze lichtundurchlässige nicht als ein pathologischer Process angesehen werden darf, lehrt ausser dem regelmässigen Vorkommen desselben an der Flechte unter bestimmten Umständen und ausser seinem fast gesetzmässigen Fort-

schreiten besonders der Umstand, dass gerade an alten Lappen, bei denen die Auflösung in winzige Assimilationsinseln den höchsten Grad erreicht hat, die Bildung von Apothecien erfolgt. Es ist bekannt, dass die Angehörigen unserer Gruppe diese Fruchtform überhaupt nur unter besonders günstigen Bedingungen zur Entwickelung bringen, dass z. B. *physodes* und *tubulosa* nur ausnahmsweise im Tieflande, etwas häufiger dagegen im Gebirge fructificiren.

Die Entstehung der dunklen Flecke und Linien auf der Oberseite der Lappen von *P. obscurata* sowie ihre spätere Erweiterung und Vereinigung mit einander unter gleichzeitiger Einschränkung der algenführenden Theile auf kleine, inselartig isolirte Stücke, die auch ihrerseits von dunklen Linien mehr oder weniger durchzogen sind, ist ein Phänomen, dessen Ursachen wir ebensowenig wie seine etwaige biologische Bedeutung anzugeben vermögen.

Mit Sicherheit können wir nur den Zusammenhang mit bestimmten Standorten feststellen. Je höher und je mehr dem Lichte exponirt die Pflanze wächst, desto dunkler der Thallus und desto reichlicher die Felderung durch dunkle Bänder. Welchem von den im Hochgebirge wirksamen, eigenartigen Factoren aber der entscheidende Einfluss zugestanden werden muss, entzieht sich vorab der Erörterung [1]).

Wäre es nicht möglich gewesen, zwischen den beiden hier geschilderten Extremen, der bekannten *obscurata*-Form und unserer neuen Form *glauca* untrügliche Uebergänge nachzuweisen (theilweise sogar an einem und demselben Individuum, wenn es die Gunst des Standortes mit sich brachte, dass ein Theil des Thallus geschützter und schattiger, der andere exponirter wachsen musste), so hätten wir leicht zu der Ansicht gelangen können, dass die Standortsform, die im diffusen Licht an den schützenden Tannenstämmen vegetirt, als eine selbständige, neue Species zu betrachten sei [2]).

---

1) Die teleologische Deutung dieser Gebilde durch Zukal (Untersuchungen II· Sitz.-ber. der Wiener Akad. math. naturw. Cl. Bd. 104, Abth. I, p. 1358), wonach sie Durchlüftungsorgane sein sollen, verdient keine ernstliche Beachtung. Wozu eine Imprägnirung mit den dunklen Flechtenstoffen, die doch an den betr. Stellen eher eine geringere Permeabilität für Luft bedingt als an den übrigen, gonidienhaltigen Theilen?

2) Ueber die unrichtige Auffassung der f. *glauca* als eine Varietät der *P. physodes* siehe in der Artbeschreibung der *P. obscurata*: Morph.-system. Arbeit, Hedwigia, XL, p. 214, Anmerkung 2.

Die häufig in Gesellschaft der *P. obscurata* in den alpinen Waldungen vorkommende *P. farinacea* var. *obscurascens*, welche in meiner systematischen Arbeit („Hedwigia" XL, p. 200ff.) eine genauere Beschreibung erfährt, zeigt übrigens die in diesem Capitel an *P. obscurata* geschilderten Verhältnisse ebenso. Daher auch die grosse habituelle Aehnlichkeit der beiden Flechten, welche zu einer Vermengung derselben bis auf den heutigen Tag Veranlassung gegeben hat. An der *glauca*-Form, die auch bei dieser Flechte als ein Ergebniss des Halbschattens existirt, ist die Felderung gewöhnlich deutlicher (siehe Fig. 38, Taf. X) als bei der f. *glauca* der *P. obscurata*.

In viel bescheidenerem Maasse als bei den beiden genannten Lichenen macht sich dieselbe Erscheinung an der *P. tubulosa* geltend. Auch hier sind es wieder die Exemplare des Hochgebirges, bei denen sie, wenigstens an gewissen Standorten, merklich hervortritt (vergl. morph.-system. Arbeit in „Hedwigia": Textfig. 11, p. 212), denn vereinzelte dunkle Flecken trifft man bei dieser Flechte auch an exponirten Orten im Tieflande. Der Umstand, dass an manchen Exemplaren nur ein Theil der Lappen diese dunklen Unterbrechungen der Assimilationsfläche hat, während die anderen nichts davon zeigen, legt die Vermuthung nahe, dass die ersteren wohl unter anderen meteorologischen Bedingungen erwachsen sind als die letztgenannten.

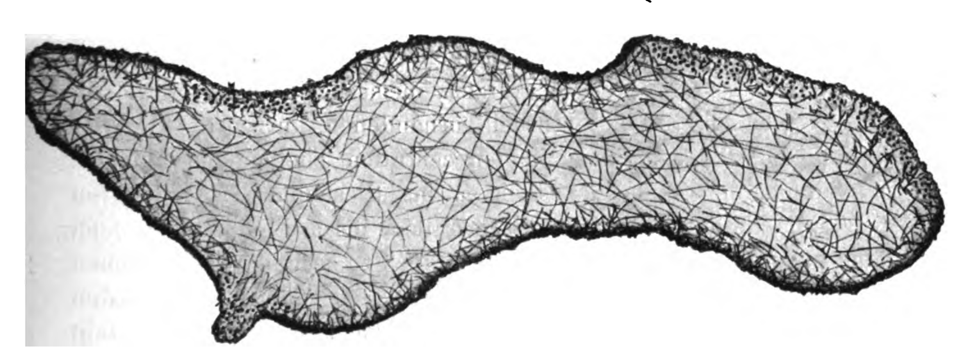
Bezüglich der besonders aus der Antarktis bekannten *Parmelia lugubris* bitte ich die Speciesbeschreibung derselben in der systematischen Arbeit (p. 242) zu vergleichen. Diese Flechte, bei der die dunklen Flecken und Bänder ganz fehlen können (system.-morph. Arb.: Fig. 5, Taf. X, wenigstens theilweise), an anderen Standorten dagegen um so reichlicher auftreten (daselbst Fig. 6), dürfte für die weitere Untersuchung dieser Frage von besonderer Wichtigkeit sein.

Da diese Erscheinung, die nachträgliche Zertheilung ursprünglich einheitlicher Assimilationsflächen in kleine Inseln durch dunkle Striche und Bänder, auch sonst unter den Laubflechten verbreitet ist, so würde sich wohl eine zusammenfassende Bearbeitung derselben verlohnen. Ich verweise ausser auf die in der systematisch-morphologischen Arbeit erwähnte *P. lugubris* auf *Menegazzia*, bei der sich häufig eine Isolirung der kleineren Seitenlappen von ihren Hauptlappen durch ein braunes oder schwarzes Band zeigt. Auch bei *Evernia furfuracea* kommen bisweilen solche

dunkle Trennungslinien vor. Querschnitt durch einen solchen Lappen siehe Textfig. 8.

Bei der letztgenannten Flechte glaube ich eine Beziehung des Standortes mit dem Auftreten dieser gonidienlosen Partien auf der Oberseite festgestellt zu haben. Ich traf diese Form nämlich bisher nur im Hochgebirge ausgeprägt an. Dort fanden sich an manchen Stellen ausschliesslich Individuen mit gebändertem Thallus. Jeder einzelne Lappen derselben zeigte diese Eigenthümlichkeit. Welcher von den besonderen Factoren, die im Hochgebirge herr-

Figur 8.



Evernia furfuracea.

Querschnitt durch einen schwarzgebänderten Thallus. Unter den dunkel berindeten Theilen der Oberseite fehlen die Gonidien. Auf der Unterseite hat sich an einer Stelle ein losgelöstes Isidium festgesetzt; die dunkle Rinde ist bereits durchbrochen, Gonidien breiten sich von dem Isidium in den grossen Thallus hinein aus. $\frac{60}{1}$.

schen, bewirkt diese Trennung der gewöhnlich bei dieser Flechte völlig einheitlichen Gonidienschicht in einzelne ungleich grosse Complexe?

Auch hier bei dieser gebänderten *Evernia*-Form habe ich im Schutze der Hochgebirgswaldungen die gonidienfreien Partien heller gefärbt (oft fast rein weiss, bisweilen mit schwach röthlichem Anfluge) gefunden als an exponirteren Orten, wo sie bräunlich bis schwärzlich erscheinen. Das Fehlen der Gonidien unter der Rinde begünstigt also hier wie bei den vorher besprochenen Hypogymnien die unter dem Einfluss reichlicher Beleuchtung stattfindende Ausbildung der dunklen Membranstoffe, während die Rinde über den Gonidien stets durchsichtiger bleibt (siehe Textfig. 8, Lappenquerschnitt).

VIII. Ueber den Einfluss des Thallus auf die Gestalt späterer Aussprossungen innerhalb seines geschlossenen, centralen Theiles.

Zu dieser Frage habe ich an *physodes* Beobachtungen gemacht, die meine früheren Mittheilungen über diesen Gegenstand (Festschrift für Schwendener p. 128, besonders Anmerk. 2) ergänzen. Wir sehen hier ab von den bereits früher beschriebenen labyrinthisch gewundenen, niedrigen Wällen, welche die an exponirten Stellen erwachsenen Thalli kennzeichnen. Hier ist noch eine andere Erscheinung zu erwähnen, bei der eine solche Beeinflussung auffällig zu Tage tritt. Auf geschützten Steinblöcken werden bisweilen *physodes*-Thalli von ansehnlichen Dimensionen gebildet, die einen fast lückenlosen Zusammenschluss ihrer Lappen zeigen. Häufig treten an solchen Thallusflächen ausser kurzen, meist flach niedergedrückten Soralzweigen und ausser eventuell vorhandenen, kurzgestielten Apothecien keine Verästelungen in den centralen Theilen oberhalb des Individuums hervor, welches einem ins Riesenhafte vergrösserten Placodium ähnlich ist. In gewissen Fällen, deren Bedingungen noch näher zu ergründen sind, kommt es jedoch zu secundären, seitlichen Sprossungen an den Lappen der centralen Theile, es werden schmale, kleine Zweiglein gebildet, die sich mehrfach verästeln können und die sich über die bedeutend breiteren primären Lappen locker ausbreiten. Manchmal sind sie auch, besonders in jugendlichen Stadien, stiftförmig aufgerichtet, bisweilen auf der morphologischen Unterseite theilweise oder auch ganz grau gefärbt und mit Gonidien versehen. Sie ähneln dann also bis zu einem gewissen Grade den Zweigen der *P. tubulosa*, deren Soralausbildung jedoch niemals bei ihnen anzutreffen ist. Vielmehr wird den auf der Innenseite der Gonidienzone gebildeten Soredien hier, wie immer bei *P. physodes*, durch Aufreissen des Lappenendes die Möglichkeit zur Loslösung von der Mutterpflanze geschaffen.

Es ist klar, dass derartige, cylindrische centrale Thallusäste auf einem wagerechten Substrate besser werden zur Entwickelung gelangen können als auf senkrechter Unterlage, dennoch fehlen sie auch im letzteren Falle nicht ganz, sie kommen aber dann meist mehr im oberen Theile des Thallus zur Geltung (siehe darüber bereits den letzten Absatz von Cap. II, 1, p. 448). Während wir aber hier mit der Beeinflussung durch benachbarte Exemplare sowie durch den vornehmlich einseitigen Lichtzutritt zu rechnen haben, fällt dies bei dem in seiner ganzen Ausdehnung gleichmässig durch senkrechtes

Licht getroffenen Thallus auf horizontalem Substrate fort. Bei ihm können wir nicht umhin, eine Einwirkung seiner vorhandenen Gesammtform auf diese spät aufgetretenen Aeste im Centrum anzunehmen.

Die Frage nach der Thallusharmonie d. h. nach der Einwirkung verschiedener Theile desselben Individuums auf einander, hat eine noch viel weiter gehende Bearbeitung zu erfahren, als ihr bisher zu Theil geworden ist. Ihre Bedeutung für allgemeiner gerichtete Untersuchungen bedarf keiner Hervorhebung, aber auch für die speciellen Aufgaben der Formenunterscheidung ist genauere Kenntniss dieser Verhältnisse unerlässlich. Wir haben in beiden Hinsichten ihre Wichtigkeit würdigen gelernt, in der vorliegenden Arbeit und in ihrer systematischen Ergänzungsschrift.

IX. Ueber Verschiedenheiten von Individuen derselben Art unter den gleichen äusseren Bedingungen.

1. Die Aufrichtung der Randlappen.

a) *Parmelia physodes.*

Wir müssen hier noch auf die Variabilität des Formenkreises der *P. physodes* in betreff der Aufrichtung der Lappen in den oberen Thallustheilen an senkrechten Substraten hinweisen, eine Formverschiedenheit, für die nicht in allen Fällen eine äussere Beeinflussung als Ursache anzusehen ist. Als Beweisobject für diese Behauptung mag uns ein Stück Lärchenborke dienen, das zwei auffallend verschieden gestaltete Individuen der *P. physodes* trägt (Fig. 25, Taf. VIII). Das obere ist vom gewöhnlichen *physodes*-Charakter, seine vegetativen, nach oben gerichteten Lappen liegen dem Substrat ziemlich flach an. Das etwas weiter unterhalb auf demselben Borkenstück erwachsene Exemplar würde man bei alleiniger Berücksichtigung seiner oberen Lappen versucht sein, der *P. tubulosa* zuzurechnen, denn im Gegensatz zu dem darüber befindlichen Thallus mit seinen flachen, ziemlich breiten oberen Lappen, an denen die braune Rinde die gesammte Unterseite bis an den Rand überzieht, sind hier die Lappen in derselben Weise mehr der Cylinderform genähert, wie es bei der auf demselben Substrat vorkommenden *tubulosa* meist der Fall ist. Auch in der Art der Aufrichtung der oberen Lappen vom Substrat herrscht Uebereinstimmung mit der *tubulosa*, die morphologische Unterseite

der Lappenenden führt in Folge ihres stärkeren Lichtgenusses auch Gonidien wie die Oberseite.

Ein Blick auf die Lappen, welche aufgesprungene Soralenden tragen, belehrt uns jedoch, dass wir es mit einer Form der *physodes* zu thun haben. Naturgemäss tragen die Sorale besonders in den etwas höher gelegenen Theilen des Thallus wegen der Aufrichtung der Lappen und der damit im Zusammenhange stehenden Cylindermantelgestalt der Gonidienzone jene charakteristische Form der ringförmig geschlossenen weissen Krause, die wir mit den bisweilen in der Mitte durchbrochenen *Menegazzia terebrata*-Soralen vergleichen können. Nur die Sorale der unteren Lappen haben die gewöhnliche *physodes*-Form: die schwach gewölbte Kuppel mit mehr oder minder emporgekremptem Rande.

Dieser Fall ist insofern besonders beachtenswerth, als eine Beeinflussung der Gestalt des unteren Thallus durch den über ihm befindlichen, dem gewöhnlichen Verhalten entsprechenden nicht angenommen werden darf, denn die Entfernung beider von einander ist noch so gross, dass man in vielen anderen Fällen bei der gewöhnlichen, angedrückten Form keinerlei Veränderung an den oberen Theilen eines unter einem anderen derselben oder verschiedener Art wachsenden Thallus beobachten kann[1]), so z. B. zeigt das untere Exemplar Fig. 7, Taf. VII keine solche Aufrichtung der oberen Lappen, trotzdem die unteren Lappen des darüber befindlichen Thallus dicht an sie heranreichen. Dass diese aufgerichteten Lappen nur in den oberen Theilen des Thallus zu finden sind, trifft ja sowohl für *physodes* wie für *tubulosa* auf senkrechtem Substrat zu, nur ist es bei typischer *physodes* eben nur unter bestimmten Umständen zu bemerken.

Da sich nun der Zusammenhang mit typischen *physodes*-Soralen hat nachweisen lassen, so ergiebt sich daraus, dass der Variationsbereich dieser Art bezüglich der Lappenaufrichtung in ganz vereinzelten Fällen in den Bereich jener Formen hinüberzugreifen vermag, die gewöhnlich der *P. tubulosa* ausschliesslich zukommen. Beispiele ähnlicher Art sind ja auch schon anderweitig bekannt, ich erinnere hier an die Resultate Dreyer's in seiner Variations-

1) An anderen Stellen desselben Lärchenbaumes fanden sich übrigens völlig freistehende Exemplare der hier betrachteten Form mitten auf grösseren Borkenstücken. Das der Figur zu Grunde liegende Stück wurde nur deshalb gewählt, um die verschiedenen Formen der *physodes* dicht nebeneinander zeigen zu können.

studie über *Peneroplis pertusus*[1]). Ueber die Erblichkeit oder Veränderlichkeit der hier beschriebenen Erscheinung lässt sich aus naheliegenden Gründen nichts feststellen, doch wird das Bestehen von Rassen innerhalb des Formenkreises *P. physodes* nicht von der Hand zu weisen sein.

b) *Parmelia tubulosa.*

Wie bei *P. physodes*, so treffen wir auch bei *P. tubulosa* in der Grösse sowohl als auch in der Dicke ihrer aufgerichteten Zweige und der sich verästelnden Randlappen merkliche Unterschiede, die sich nicht in allen Fällen auf Altersverschiedenheiten zurückführen lassen, auch den äusseren Bedingungen wird man wenigstens nicht überall einen directen Einfluss auf die verschiedene Ausbildung zuschreiben dürfen. Ich habe den Eindruck gewonnen, als beständen innerhalb des Formenkreises, den wir als *tubulosa* bezeichnen, verschiedene Rassen nebeneinander; auf andere Weise lässt es sich wohl kaum verstehen, dass so abweichende Formen miteinander das gleiche Substrat und auch im übrigen die gleichen äusseren Bedingungen theilen. Zwei Punkte sind es vor allen, die wir bei den Variationen der *tubulosa*-Formen berücksichtigen müssen, der Grössenunterschied der Lappen und die verschiedene Stärke ihrer Aufrichtung.

Es ist allerdings zuzugeben, dass ähnlich wie bei *physodes* stärkere Feuchtigkeit und Beleuchtung (beide natürlich bis zu einem gewissen, nicht sicher festzustellenden Optimum) auch hier begünstigend auf das Wachsthum der Lappen einwirken. Unverkennbar ist ferner der Einfluss, den die verschiedene Dichtigkeit der Exemplare innerhalb desselben Flächenraumes auf die Ausbildung der Individuen hat: bei gedrängtem Stand bleiben die Lappen und damit die gesammten Thalli merklich kleiner, als wenn sie sich allseitig ungestört entwickeln können. Aber auch nach Abzug der Wirksamkeit dieser Factoren bleibt, wie gesagt, ein ungelöster Rest übrig, den aufzuklären vielleicht späteren Forschern gelingt. Um die verschiedenen Formen, die nebeneinander auf demselben Substrat und unter den nämlichen Bedingungen vorkommen können, zu veranschaulichen, habe ich auf Taf. VIII in Fig. 11—21 eine Anzahl Exemplare von einem einzigen Ziegeleidach

---

1) Dreyer, Peneroplis, eine Studie zur biologischen Morphologie und zur Speciesfrage. Leipzig, Engelmann. 1898.

(Wahrdamm im Bremer Gebiet) zusammengestellt, Extreme, die durch gleitende Uebergänge mit einander in Verbindung stehen, sodass sich eine Varietätenabgrenzung nicht empfiehlt. Auf der einen Seite des Variationsbereiches haben wir jene blasig grosslappigen Formen, die durch Fig. 11 und 12 (von der Oberseite), Fig. 15 und 16 (von der Unterseite gesehen) repräsentirt werden. Bei ihnen erfolgt in der ausgeprägtesten Weise die Aufrichtung der grossen Randlappen und ihr Ersatz durch kleine, oft dichtgedrängte Adventivsprosse, die in diesen Fällen allein für die Ausfüllung der Lücken und für die Weiterführung des Randwachsthums zu sorgen haben. Fast diametral entgegengesetzt ist das Verhalten der in Fig. 13 und 14 dargestellten Thalli. Der Rand wird hier von verhältnissmässig flachen, ziemlich reichlich in der Ebene verzweigten Lappen gebildet, die zwar keinen so festen Zusammenschluss wie bei dem placodiumähnlichen Rand der *P. physodes* erreichen, auf jeden Fall aber der *physodes* in dieser Hinsicht viel näher stehen, als die Form der Fig. 11, 12 mit ihren halb oder fast ganz aufrechten Lappen und den für das Randwachsthum bestimmten Adventivsprossungen. Solche Adventivästchen kommen allerdings auch bei der zuletzt behandelten Form vor, wie ein Blick auf das von der Unterseite aufgenommene Exemplar der Fig. 18, Taf. VIII lehrt, während umgekehrt auch an der grosslappigen Form einzelne Randlappen sich ziemlich weit ins Thalluscentrum verfolgen lassen. Es besteht, wie vorhin erwähnt wurde, keine Grenze zwischen den Formen, sie sind vielmehr nur graduell verschieden. Die Soraläste der Form mit kleineren Lappen und mit deutlicher ausgebildetem vegetativem Rand (Fig. 13, 14) zeigen eine nicht so starke Tendenz zur Aufrichtung wie die der anderen Form (Fig. 11, 12), daher erscheinen die gesammten Thalli niedriger und compacter im Vergleich zu der einer Strauchflechte vom Binsentypus nahekommenden Ausbildung der anderen. Fig. 19 führt eine ganze Gruppe von fest untereinander verwachsenen Exemplaren (wohl 5, möglicherweise aber noch mehr) vor Augen. Sie gehören mehr oder weniger sämmtlich einer mittleren Form zwischen den beiden extremen, soeben geschilderten Typen an. Dafür ist aber wohl kaum ihr dicht gedrängtes Wachsthum verantwortlich zu machen, etwa so, dass die grosslappige dadurch gezwungen worden wäre, kleinere Lappen zu bilden, dann müssten doch an den freien Aussenrändern des Complexes wenigstens einzelne grössere Lappen sichtbar sein. Ausserdem besitze ich unter meinem reichen Material von diesem

Standort auch Gruppen von Individuen der grösseren Form, die keineswegs eine so starke Grösssenverminderung ihrer Lappen, selbst nicht an den Berührungslinien verschiedener Thalli, aufweisen. Dass sich gewöhnlich nur Exemplare einer und derselben Form zu solchen Complexen vereinigt finden, ist vielleicht am besten so zu erklären, dass sie sich alle von Soredien derselben Mutterpflanze, manchmal sogar wohl von einem einzigen Soral herleiten. Es ist als wichtig hier zum Schluss hervorzuheben, dass die Lappen jedes einzelnen Exemplares stets nur einem einzigen Typus angehören.

2. Ueber ausnahmsweise Discontinuität der Assimilationsfläche der Randlappen von *P. physodes* (Fig. 62, Taf. XIII).

Eine Eigenschaft, die wir früher an *P. farinacea* var. *obscurascens*, *P. obscurata* u. a. eingehender besprochen haben (Cap. VII), da sie für diese Flechten charakteristisch und häufig von Bedeutung für ihr Wachsthum ist, liess sich, wenn auch wenig auffällig und äusserst selten, an einzelnen Individuen von *physodes* nachweisen, die im übrigen in nichts von der gewöhnlichen ihnen in zahlreichen Individuen benachbarten Form abwichen. Es zeigte sich nämlich, dass sämmtliche Randlappen dieser Pflanzen oberseits von zerstreuten unregelmässigen, weissen Flecken oder kurzen Linien durchsetzt waren, die sich als gonidienlose Partien von der im übrigen wie gewöhnlich graugrünen, gonidienhaltigen Oberfläche abhoben[1]). Das Bemerkenswerthe an unserem Falle ist, dass an sämmtlichen vegetativen Randlappen diese Erscheinung auftritt, während die zahlreichen, rund um die betr. Exemplare herumwachsenden übrigen *physodes*-Pflanzen keine Andeutung davon kundgeben, trotzdem sich, wenigstens einzeln, die beiderlei Formen dicht berühren, also an eine Verschiedenheit der äusseren Verhältnisse nicht zu denken ist. Uebrigens machten die uns hier beschäftigenden Pflanzen mit der feinen Felderung einen durchaus gesunden Eindruck, ganz so wie die sie umgebenden Thalli mit gleichmässiger, nicht unterbrochener Assimilationsfläche. Es sei

1) Am meisten habituelle Aehnlichkeit hat der obere, wachsthumsfähige Rand dieser Exemplare mit dem von Individuen der *P. farinacea* var. *obscurascens*, die ich in einem dunklen dichten Bestande von Kiefern und Fichten in Nordtirol antraf. Nur tritt bei diesen letzteren die weisse Aderung der Oberseite noch intensiver hervor, sodass man bei ihnen fast an das Aussehen jugendlicher Lappen der *P. sulcata* Tayl. erinnert wird (siehe Tafel X, Fig. 38).

noch bemerkt, dass der Fundort ein Baum im Schlossgarten zu Münster in Westfalen, also im Tieflande war[1]).

Aus diesem Stande der Thatsachen ergiebt sich, dass wir es auch hier mit Formenverschiedenheiten zu thun haben, die sich nicht auf den Einfluss äusserer Bedingungen zurückführen lassen. Auch hier vermögen wir wiederum einen Blick in die Formenmannigfaltigkeit der *P. physodes* zu thun: Eigenschaften, die bei anderen Arten der Gruppe gewöhnlich anzutreffen sind, lassen sich hier wenigstens an einzelnen Exemplaren unter vielen tausenden andersartiger feststellen. Vergl. die Ausführungen am Schlusse des ersten Abschnittes dieses Capitels, p. 478, 479.

3. *Evernia furfuracea* var. *soralifera* n. var.

(Tafel XI, Figur 42—46).

Auf den waldigen Höhen des Sauerlandes fand ich an verschiedenen Stellen vereinzelte Exemplare der *Evernia furfuracea*, die bald spärliche, bald zahlreiche kreisrunde Sorale von sehr wechselnder Grösse gebildet hatten. Meines Wissens ist Soredienproduction[2]) bei *E. furfuracea* bisher nur vereinzelt beobachtet worden, so von Wallroth, germ. 2, p. 493 und von Nylander (Lichenes Scandinaviae, Helsingfors 1861, p. 73). Letzterer giebt an: „Variat dein forma ceratea Ach. sorediis albis verrucoso-globosis pulverulentis sparsis parvis vel mediocribus.“ Zunächst ist zu bemerken, dass Soralbildung keineswegs auf die f. *ceratea* Ach.

---

1) An hochalpinen Exemplaren von *physodes*, die mit stark netziger *obscurascens* zusammenwuchsen, traf ich diese Erscheinung nicht an (Fig. 38, Taf. X, siehe Fig.-Erkl.).

2) Bei dieser Gelegenheit sei darauf hingewiesen, dass auch bei anderen Flechten, die man wegen ihres gewöhnlichen Verhaltens für unfähig zur Soredienbildung ansehen könnte, doch in seltenen Fällen diese Vermehrungsart aufzutreten vermag. z. B. *Cetraria islandica* L. f. *sorediata* Schaer. Enum. 1850, p. 15; Arnold, Lichenen des fränkischen Jura 1890, p. 19; ders., Exsiccata Nr. 1465, ferner *Cladonia furcata sorediophora* Nyl. in Zwackh, Heidelb. 1883, p. 12. Auch die von Arnold, München, Nachtrag 1901, p. 7, 8 erwähnten Krustenflechten: *Lecanora subfusca* f. *variolosa* Flot. und f. *sorediella* Arn., *Biatora pullata* Norm. und *Diplotomma betulinum* Hepp verdienen betreffs ihrer vereinzelten Soredienproduction besondere Beachtung. — Ich möchte jedoch an dieser Stelle andeuten, dass ich die Behauptung von Mentz (Studier over Likenvegetationen paa Heder og beslaegtede Plantesamfund i Jylland. Botanisk Tidsskrift Bd. XXIII, citirt nach Referat im Botan. Centralbl. LXXXIV 1900, p. 288), wonach *Cetraria islandica* sich auf den jütischen Heiden ausser durch Pyknoconidien durch Soredien fortpflanzen soll, für unwahrscheinlich halte; sie ist vielleicht auf irrthümliche Deutung der Cyphellen zurückzuführen.

beschränkt ist, die Nylander l. c. folgendermassen definirt: „laciniis angustatis magis convexis (praesertim versus apices) saepe acuminatis“. Ich konnte vielmehr auch an breiten Lappen Sorale nachweisen. So sind z. B. mitten auf den breiten centralen Lappen links oben an der Fig. 46 (Taf. XI) ebensowohl Sorale vorhanden wie an schmäleren Lappen desselben Exemplares.

Wegen der beschränkten Individuenzahl, die ich mit diesen Vermehrungsorganen ausgerüstet fand, vermag ich über das Verhältniss dieser Form zu der gemeinen sorallosen Hauptform kein abschliessendes Urtheil abzugeben. Einerseits ist festzuhalten, dass die soraltragenden Exemplare stets mit sorallosen untermischt an den betreffenden Baumstämmen auftraten, sodass also eine besondere Einwirkung des Standortes nicht nachweisbar ist. Andererseits konnte ich ausser der Soralbildung selbst keine sicheren Unterschiede zwischen den beiden in Frage stehenden Formen, weder morphologisch noch anatomisch, erkennen.

Isidienentwickelung war vielleicht bei einigen Individuen mit Soralen (Fig. 45, Taf. XI) etwas schwächer als bei ihren soralfreien Nachbarn, jedoch darf man auch wohl hierauf kein Gewicht legen, denn es kommen auch isidienreichere Soralexemplare vor (Fig. 42, Taf. XI).

Das Alter der mit Soralen versehenen Lappen war, nach ihrer ganzen Orientirung zum Gesammtthallus, und ihrem dunklen, bisweilen fast verwittert zu nennenden Aussehen zu schliessen, meist ein ziemlich hohes, doch traf ich auch vereinzelte jugendlichere Lappen an, die bereits Sorale trugen (Fig. 43, Taf. XI, die kleinen hellen Lappen oben).

Es muss somit unentschieden bleiben, ob hier eine Varietätbildung oder eine Reaction der gewöhnlichen Form auf gewisse, zur Zeit nicht näher bestimmbare äussere Verhältnisse vorliegt[1]).

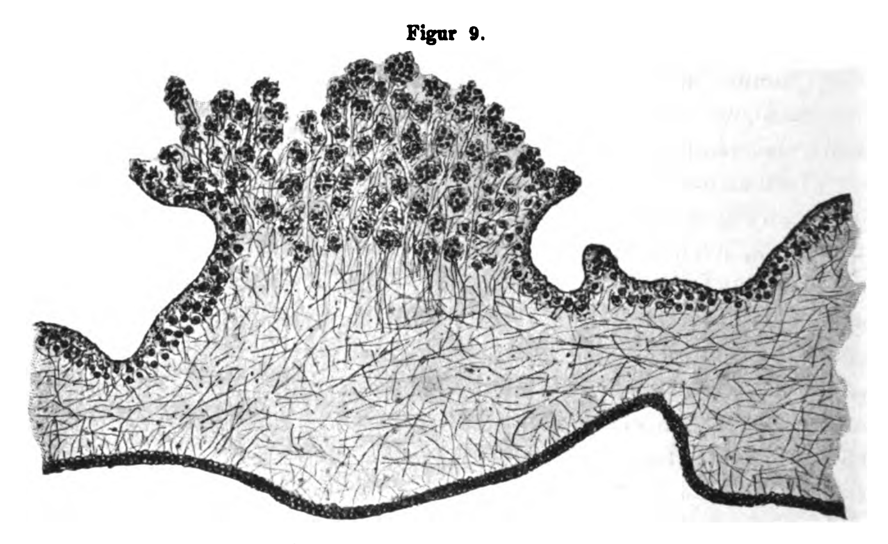
Mag man aber nun der vorliegenden Soralform der *E. furfuracea* den Rang einer Varietät zuerkennen wollen oder nicht, so ist doch auf jeden Fall das vorliegende Beispiel insofern beachtens-

1) Eifrige Phylogenetiker werden jedenfalls die vorliegende Form als ein treffliches Beweismittel für ihre Ansicht aufgreifen, „dass man sicher die „Einführung“ des Sorals als ein von allen höheren Flechten angestrebtes Ziel betrachten muss.“ Mein Schweigen über diesen Punkt wird zur Genüge verständlich durch meine Auslassungen in den Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIV, p. 229/230. Die exacte Forschung kann mit Speculationen ins Blaue hinein, wie sie die moderne Lichenologie leider mehrfach producirt hat, nichts anfangen.

werth, als es wieder einmal mit Nachdruck darauf hinweist, dass man aus den gewöhnlichen Befunden in der Natur keine allgemeinen Schlüsse ziehen darf, also z. B. in unserem Falle der *E. furfuracea* nicht a priori die Fähigkeit zur Soredienproduction absprechen durfte.

In der Anordnung der Sorale auf dem Thallus besteht zwischen der *E. furfuracea* und der *E. prunastri* keine deutlich erkennbare Uebereinstimmung. Die zuletzt genannte, fast immer soraltragende Flechte bildet diese Organe vornehmlich in oft ziemlich dichter Reihe an den Seitenrändern der Lappen aus, nur im Alter, unter gewissen Existenzbedingungen auch früher, entstehen auch an der

Figur 9.



Evernia furfuracea var. *soralifera*.

Querschnitt durch ein jugendliches Soral. $\frac{60}{1}$.

Oberseite und zwar auf den mehr oder minder netzförmig unter einander verbundenen erhabenen Leisten Sorale. Für *E. furfuracea* dagegen lässt sich eine solche doch immerhin bis zu einem gewissen Grade regelmässig zu nennende Anordnung nicht nachweisen. Auf der Oberseite trifft man bei ihr nie so ausgeprägte Leisten wie bei *E. prunastri*, diese sind bei ihr gewöhnlich ausschliesslich auf der Unterseite zu finden, dort aber meist besonders stark, während sie sich bei *E. prunastri* auf beide Seiten in annähernd gleicher Intensität vertheilen. Wohl sind bisweilen bei *E. furfuracea* vereinzelte oberseitige Leisten oder auch stellenweise feine netzförmige

Erhebungen auf der Oberseite vorhanden, einen Einfluss auf die Stellung der Sorale haben sie jedoch nicht. Auf den breiteren Lappen der Soralindividuen fanden sich diese Organe auf der ganzen Oberfläche zerstreut vor.

Textfigur 9 giebt einen Querschnitt durch ein Soral der *E. furfuracea* var. *soralifera.*

Apothecien habe ich an der Soralform der *E. furfuracea* nicht gefunden, doch kann ich vorab auf diese Thatsache kein Gewicht legen, da diese Früchte an *E. furfuracea* im Sauerlande überhaupt nicht häufig beobachtet werden. Ich empfehle jedoch diesen Punkt weiterer Beachtung.

4. *Parmelia physodes margine apotheciorum sorediifero* (Fig. 63, Taf. XIII und „Hedwigia", XL, p. 185, Fig. 6*d*).

Eine bemerkenswerthe Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten der Hypogymnien zeigen mehrere Exemplare der *P. physodes,* die ich an einem einzigen Baume in einem lockeren Bestande nahe dem Eingange ins Fervallthal (Nordtirol) angetroffen habe. Bei denselben war nämlich das Receptaculum in der Umgebung des Randes der zahlreichen Apothecien fast ausnahmslos gleichmässig soralartig ausgebildet. Die braune Fruchtscheibe war von diesem Process völlig unberührt geblieben. Statt des gewöhnlichen feinen, lecanorinen Randes aber war sie von einer mehr oder weniger stark zerschlitzten Soralmanschette umgeben, die durch tangentiale Spaltung des Randgewebes zu Stande gekommen war und sich dann durch nachfolgendes Wachsthum vergrössert hatte. In der Zerschlitzung und Lückenbildung entsprach sie ganz jenen Formen, die wir in Cap. IV von *P. physodes, P. vittata* und *Menegazzia terebrata* beschrieben haben.

Die Vermuthung, dass diese Erscheinung durch Thierfrass hervorgerufen sei, wird schon durch die Gleichmässigkeit des Auswachsens als unbegründet erwiesen. Ausserdem spricht dagegen die völlige Erhaltung der Schlauchschicht, die ja sonst von den Thieren zuerst und am stärksten mitgenommen wird. Da nun in der nächsten Umgebung des Fundortes der Individuen mit sorediösen Apothecienrändern solche mit intactem, lecanorinem Rand vorkommen, ohne dass man eine Verschiedenheit äusserer Bedingungen nachweisen kann, so müssen wir annehmen, dass auch hier eine individuelle Variation, eine besondere Eigenthümlichkeit der betr. Exemplare vorliegt, deren Hervortreten durch die äusseren Ver-

hältnisse besonders durch ausreichende Feuchtigkeit möglicherweise begünstigt wird, die aber nicht bei allen Angehörigen der Art unter den gleichen Bedingungen aufzufinden ist.

Bereits an sehr jugendlichen Apothecien findet sich das hier behandelte Phänomen. Der äussere Theil des Randes wird mit einer ziemlichen Menge von Gonidien abgesprengt oder es entstehen, hervorgerufen durch reichliche Algenvermehrung, unregelmässig wulstige Erhabenheiten, die erst in etwas höherem Alter der Apothecien aufbrechen. Wichtig ist, dass auch unter diesen von der gewöhnlichen Soralproduction abweichenden Verhältnissen die Tendenz zur Bildung flächenförmig erweiterter Soredienbrutstätten besteht, die nur auf der Innenseite das Fortpflanzungsorgan des Consortiums erzeugen[1]).

Es sei noch festgestellt, dass im übrigen keine Soredien auf der Thallusoberfläche gebildet werden; nur die Lappenenden produciren in gewohnter Weise auf der Innenseite ihrer lippen- oder helmartigen Erweiterungen reichlich Soredien.

Bei *P. vittata* habe ich ein einziges Mal ähnliche Soralauswüchse an einem Apothecium beobachtet. Dieselben waren nicht bloss auf den lecanorinen Rand beschränkt, vielmehr entsprang ein zerschlitzt lappiges Soral auch isolirt am Stiel derselben Ascusfrucht. Vereinzelte solcher Efflorescenzen waren auch auf dem Erzeuger dieses Apotheciums, einem im übrigen völlig glatten vegetativen Lappen, wahrnehmbar. Die Bildung von Soralen auf der Oberfläche der Lappen ist eine sonst für *P. vittata* unerhörte Erscheinung.

Dieses einzelne Vorkommniss bei *P. vittata* wird übrigens mit dem morphologisch übereinstimmenden Phänomen bei *P. physodes*, dem der vorliegende Kapitelabschnitt gewidmet ist, physiologisch nicht ohne weiteres in Parallele gesetzt werden dürfen, denn hier bei *P. vittata* scheint es mir, dass die dumpfe Lage des besprochenen Lappens im Thallus für die Entstehung dieses Phänomens verantwortlich gemacht werden muss: er war von einem ziemlich hohen, wenn auch lockeren Polster aus Lappen desselben Individuums überlagert, die bei *P. physodes* gefundenen Soredienausblühungen

1) Also auch hier bleibt der Charakter der *Labrose-soraliferae*, zu denen *P. physodes* gehört (siehe die morphologisch-systematische Arbeit, Hedwigia, XL, p. 184 ff., besonders auch die Textfig. 6 auf p. 185), gewahrt.

dagegen waren frei, ohne irgend welche Ueberlagerung durch andere Objecte, gebildet worden. Ich kann jedoch nicht umhin, auf die ausserordentliche Seltenheit dieser Erscheinung bei *P. vittata* hinzuweisen, denn unter hunderten von Exemplaren, die theilweise ebenfalls Polster bildeten, fand ich an den unter dem Polster begrabenen Lappen sonst keine solche superficiellen Soredienbrutstätten. Es ist weiter auf diese Sache zu achten, umsomehr, als ich bislang an den durch besonders üppige Soredienbildung ausgezeichneten Lappen mit netzförmig zerschlitzten Soralen keine solche Bildungen habe nachweisen können (vergl. vorliegende Arbeit, Cap. IV, Abschn. II, p. 458).

Figuren-Erklärung.

Tafel VII.

(Sämmtliche Figuren in natürl. Grösse.)

Figur 1—8. *Parmelia physodes*. Figur 9, 10. *P. physodes* und *P. tubulosa*.

Figur 1. Das Exemplar ist auf einer horizontalen Steinplatte gefunden worden. Der gesammte Thallusrand wird von vegetativ weiter wachsenden und sich verzweigenden Lappen gebildet, die sich seitlich dicht aneinander drängen und mit einander verwachsen. Sorallappen (an den zurückgeschlagenen, weissen Rändern der terminalen Sorale kenntlich) erst weiter gegen den mit dem geometrischen Centrum zusammenfallenden Ausgangspunkt des Thallus hin zu bemerken.

Figur 2. Vollständiger Thallus von einer senkrechten Steinwand stammend, in entsprechender Orientirung auf der Tafel dargestellt: der Theil des Thallus, welcher in der natürlichen Lage nach unten sah, ist hier dem unteren Ende der Tafel zugekehrt. Vegetativ weiter wachsende Randlappen sind nur noch im oberen Theil des Thallus vorhanden, der untere Rand ist vollständig von zu Soralen umgewandelten Lappenenden gebildet. Sorale werden ausserdem noch im geschlossenen Thallus von den nach unten gerichteten kleinen Seitenzweigen vegetativ weiter wachsender Lappen producirt. Die Oeffnungen der umgekrempten Sorallappen sind sämmtlich nach unten gekehrt. Der Ausgangspunkt des Thallus liegt ziemlich tief unten, nur wenig oberhalb der durch Ausfallen alter Lappen entstandenen Lücke in der Mitte des unteren Randes.

Figur 3. Thallus von einer mehr schrägen Steinfläche, zeigt rechts annähernd dieselben Verhältnisse wie Figur 2, links eine etwas unregelmässigere Anordnung, jedoch ist auch hier die Abwärtsrichtung der Sorallappen zu bemerken, zum Theil unter ziemlich scharfen Krümmungen (siehe besonders einen Lappen etwas über dem Thalluscentrum).

Figur 4. Thallus auf einem horizontalen *Calluna*-Stämmchen. Nur die auf diesem kriechenden Lappen bleiben vegetativ, die in die Luft ragenden Verzweigungen sind zur Soralbildung gezwungen.

Figur 5. Der *physodes*-Thallus folgt in seinem vegetativen Wachsthum den Verzweigungen des *Calluna*-Stämmchens, im übrigen wie Fig. 4.

Figuren 6 u. 7. Schattenform an senkrechten Stämmen in dichtem Kiefernbestand von mittlerem Alter. Lappen schmäler und dunkler (grün) gefärbt als die bei intensiverer Beleuchtung erwachsenen Exemplare der Figuren 1—5. Die Herunterkrümmung der Sorallappen mehrfach recht deutlich. In Figur 6 ist nur eine Hälfte des Thallus auf der Borkenschuppe zu sehen. Die älteren Lappen, die vom Thalluscentrum nach unten gerichtet waren, sind bereits abgestorben und verschwunden, vegetatives Wachsthum nur an der oberen Peripherie. Figur 7. Zwei Thalli übereinander, mit winzigen, jugendlichen Aussprossungen in den theilweise abgestorbenen Thalluscentren. Ueber Fig. 6 und 7 siehe p. 467.

Figur 8. Uebergangsform zwischen den Licht- und Schattenformen, noch heller gefärbt, mit im allgemeinen etwas breiteren Lappen. Orientirung wie oben unter Figur 2, 6, 7 beschrieben.

Figur 9. *P. tubulosa* (Borkenstück eines senkrechten Kiefernstammes), auf beiden Seiten flankirt von Thallustheilen zweier *physodes*-Exemplare. Auch bei ihr sind die Sorallappen deutlich nach abwärts gerichtet, bezw. gekrümmt; vegetatives Weiterwachsen nur in der oberen Peripherie (p. 429). Scharfer Gegensatz zwischen den flachen, meist etwas breiteren und dichter zusammenschliessenden Lappen der *P. physodes* und den mehr cylindrisch aufgeblasenen, lockerer verzweigten vegetativen Lappen der *P. tubulosa*.

Figur 10. *Calluna*-Zweiglein, unten ein sparrig verzweigtes Individuum von *P. tubulosa* mit kuppelförmig geschlossenen weissen Soralenden der frei abstehenden Lappen, darüber ein kleines Exemplar der *P. physodes* mit verbreiterten Sorallappenenden, die ihre Oeffnung und die Soredienbrutfläche nach unten kehren. Gegensatz der Lappenform wie bei Figur 9. Zu beachten die zahlreichen, winzigen Adventivästchen des *tubulosa*-Thallus, die am Uebergang von der unteren zur oberen Rinde im Contact mit dem Substrat entspringen.

Tafel VIII.

(Sämmtliche Figuren in natürl. Grösse.)

Figur 11—24. *Parmelia tubulosa*. Figur 25. *P. physodes*.

Figur 11—20 sämmtlich von einem nur wenig geneigten Ziegeleidach (siehe p. 479 ff.).

Figur 21 von einem senkrechten Pfosten in nächster Nähe desselben.

Figur 11. Einzelthallus von der grosslappigen, stark aufgerichteten Form, noch nicht sehr alt: erst im Centrum sind einige Sorale auf den Lappenenden zu bemerken. Die Aufrichtung der Lappen hat fast überall am Rande stattgefunden. Kleine Adventiväste, welche das Randwachsthum fortsetzen, sind bei *a* zu bemerken.

Figur 12. Ein älterer Thallus von derselben Form mit weiter entwickelten Soralen. Adventivästchen an verschiedenen Stellen.

Figur 13. Kleinlappige, wenig aufgerichtete Form mit stärker ausgeprägtem Randwachsthum ohne besondere Adventiväste.

Figur 14. Aehnliche, etwas breiterlappige Form.

Figur 15—18. Thalli von der Unterseite gesehen.

Figur 15 und 16. Exemplare vom Typus der Figuren 11 und 12. Die Bildung von Adventivästen seitens der sich aufrichtenden Randlappen an der Grenze zwischen oberer und unterer Rinde ist an mehreren Stellen zu bemerken (*a*).

Figur 17 und 18. Exemplare vom Typus der Figuren 13 und 14, von der Unterseite gesehen. Figur 17 entspricht etwa der Figur 13, Figur 18 dagegen ist durch besonders breite, vegetative Randlappen ausgezeichnet, noch breiter als bei

Figur 14, daher keine Adventiväste. Die untere Rinde von Figur 18 ist besonders hell gefärbt (hierüber: Hedwigia XL, p. 208).

Figur 19. Gruppe von fünf Individuen einer ziemlich stark aufgerichteten Form von mittlerer Grösse (ungefähr zwischen Figur 11 und 13 in der Mitte stehend). Randwachsthum theils durch ältere vegetative Zweige, theils durch adventiv entstandene.

Figur 20. Gruppe von alten, nur wenig aufgerichteten Individuen. Die Soredienentwickelung ist nicht mehr auf die Lappenenden beschränkt, sondern findet bereits theilweise auf der ganzen Oberfläche der Lappen statt.

Figur 21. Das an einem senkrechten Pfosten erwachsene Individuum mit nach unten gerichteten Sorallappen, nach den Seiten und nach oben gerichtetem vegetativem Randwachsthum (also ähnlich wie Fig. 9, Taf. VII).

Figur 22. Die Hälfte eines im Dünensande von Norderney erwachsenen Exemplares, von lockerem Wuchs mit gestreckten, nur wenige Adventiväste producirenden Lappen, das lockere Randwachsthum hauptsächlich durch Primärverzweigungen besorgt.

Figur 23. Ein anderer Theil desselben Individuums, von der Unterseite, um die schwarze Rinde zu zeigen (dieselbe erscheint wegen ihres Glanzes in der Photographie etwas heller, als sie in Wirklichkeit ist). Gegensatz zu Figur 18: Hedwigia XL, p. 208.

Figur 24*a* und *b*. Theile eines fruchtenden Thallus, um die Anordnung der Apothecien (*fr*) und der Sorale (*s*) zu zeigen.

Figur 25. *P. physodes*. Zwei verschiedene Formen nebeneinander: oben die gewöhnliche Form mit ziemlich flach dem Substrat anliegenden, nach oben wachsenden vegetativen Randlappen, unten ein Thallus, der durch seine fast durchgängig stärker aufgerichteten, mehr cylindrischen, emporwachsenden, vegetativen Lappen an *P. tubulosa* erinnert, die an den unteren Thallustheilen befindlichen Sorale haben jedoch typischen *physodes*-Charakter (p. 477).

Tafel IX.

(Sämmtliche Flechten dieser Tafel von senkrechten Substraten und in natürl. Grösse.)

Figur 26. *Parmelia encausta*, von einer Felswand. Die breiteren Randlappen sind nur nach oben gekehrt, die schmäleren, etwas entfernt vom Rande an ihnen entspringenden Seitenlappen dagegen alle abwärts, oft unter scharfem Winkel heruntergebogen (p. 440).

Figur 27—29. *P. physodes*: Isidienbildung (p. 462 ff.).

Figur 27, 28. Polster (vollständige Exemplare) an Chausseebäumen.

Figur 29. Exemplar von einer Holzlatte der friesischen Insel Baltrum, an zahlreichen Stellen brechen die Isidien sorediiös auf.

Figur 30. *P. tubulosa* von derselben Stelle wie Figur 27 und 28. Sorediiöse Auflösung der Thallusoberfläche mit Ausnahme der jugendlichen, aufwärts wachsenden Randlappen.

Figur 31, 32. *P. farinacea* var. *obscurascens* mit Bruchstücken anderer Hypogymnien.

Figur 31. Zwei *obscurascens*-Exemplare, das obere vollständig, vom unteren nur ein Bruchstück des oberen Theiles; das untere ist gleichmässig heller gefärbt als das obere, dieses kommt nur in seinen jugendlichen oberen Partien dem unteren fast gleich. Zwischen beiden Exemplaren ein kleiner Thallus von *P. vittata* (v_1), stark gebräunt an dem exponirten Standort und einige Lappen von *P. tubulosa* (*t*), oben rechts ein zweiter kleiner *P. vittata*-Thallus (v_2), oben links zwei Lappen von *P. sulcata* (*s*).

Figur 32. Vollständiges Exemplar von *P. farinacea* var. *obscurascens* (rechts unten einige Lappen von *P. tubulosa*, links unten solche von *P. physodes*). Vegetative

jugendliche Lappen nur am oberen Rande, unten fast alles mit Isidien bedeckt. Die Lappen des oberen Randes theilweise mit feinen, schwarzen, netzförmig vertheilten Linien und Punkten (ebenso auch bei Figur 31). Fleckenweise Braun- oder Schwarzfärbung der Oberseite in den etwas mehr zurückliegenden Partien.

Tafel X.

(Sämmtliche Figuren in natürl. Grösse).

Figur 33—36. *Menegazzia terebrata.*

Figur 33. Stück eines starren, dichtgeschlossenen Thallus (auf Porphyr an einem sonnigen Standort gewachsen). Lappen mehr cylindrisch gerundet. Soralköpfchen sämmtlich geschlossen.

Figur 34. Oberes Stück eines im Halbschatten an Bäumen erwachsenen Thallus. Lappen flacher, nicht so dicht zusammenschliessend wie in Figur 33. Sorale mehr ausgebreitet, die älteren fast alle mit einer centralen Perforation.

Figur 35. Stück eines grossen, alten Thallus, im Halbschatten an ziemlich feuchter Stelle gewachsen. Mehrere Apothecien vorhanden. Sorale an den älteren Lappen stark ausgebreitet mit zartnetzig durchbrochenen und zerschlitzten Rändern (vergl. p. 460, Textfig. 5). Oben rechts in der Ecke ein jugendlicher, ziemlich reich verzweigter Thalluslappen, der sich über ältere Theile ausbreitet und der mit noch geschlossenen Soralköpfchen ausgestattet ist.

Figur 36. Oberer Theil eines an einem senkrechten Baumstamm erwachsenen Thallus, der die auch bei *Menegazzia* bisweilen zu beobachtende Herabkrümmung der Soralstiele ziemlich deutlich erkennen lässt. Dieser Thallus steht in seiner Ausbildung etwa in der Mitte zwischen Figur 33 und 34.

Figur 37. *Parmelia vittata* (aus dem Kehnmoor bei Zwischenahn). Starke, theilweise netzige Zerschlitzung der Soralflächen (entsprechend dem Verhalten der *Menegazzia* in Figur 35) an mehr überdeckten Thalluspartien, die hier der Deutlichkeit halber frei gelegt sind (p. 458 und Fig. 55, Taf. XII).

Figur 38. *Parmelia farinacea* var. *obscurascens* f. *glauca*, ein vollständiger Thallus an einem senkrechten Tannenstamm. Das Randwachsthum auch hier nur an der Seite und zenithwärts, die untersten Thalluspartien sind die ältesten und theilweise bereits abgestorben. Links oben ein Stück eines *P. physodes*-Thallus durch seine glatte Oberfläche und seine etwas dunklere Farbe hinlänglich von der dicht benachbarten *obscurascens* zu unterscheiden.

Figur 39—41. *Cetraria pinastri* an senkrechten Stämmen. Die jugendlichen Randlappen sind vornehmlich zenithwärts gerichtet, die unteren und seitlichen Verzweigungen, welche an ihren Rändern Soredien produciren, stehen oft flach horizontal, also mehr oder minder senkrecht vom Substrat ab.

Tafel XI.

(*Evernia furfuracea*: sämmtliche Figuren in natürl. Grösse und in der Orientirung, in der sich die Pflanzen an den senkrechten Stämmen befunden hatten.)

Figur 42—46. Soralform aus dem Sauerlande (p. 482).

Figur 42. Einzelner Lappen von mittlerer Breite mit ziemlich starker Isidienentwickelung und zerstreut angeordneten Soralen.

Figur 43. Stück eines Thallus mit schmalen Lappen und geringer Isidienbildung. Sorale werden sogar von den jüngsten Verzweigungen gebildet (siehe oben nahe der Basis des ganzen Astes die kleine noch heller gefärbte Auszweigung).

Figur 44. Ganzer Thallus, die Lappen der Uebersichtlichkeit halber etwas ausgebreitet. Sorale von starkem Alters- und Grössenunterschied besonders auf den Enden älterer Lappen in regelloser Anordnung zerstreut.

Figur 45. Stück eines wenig isidiösen Thallus, offenbar noch nicht sehr alt, mit vereinzelten Soralen.

Figur 46. Ganzer Thallus, breite, theilweise dem Substrate angeschmiegte Form. Auch auf verhältnissmässig jugendlichen, nach oben gerichteten Lappen sind an den breiten Basaltheilen unregelmässig zerstreute Sorale vorhanden.

Figur 47. Blumenkohlartig dichte Verzweigung eines langgestielten, seitlichen Auswuchses an einem gewöhnlichen Lappen (p. 446).

Figur 48. Schattenform an *Abies*-Stämmen; die im Verhältniss zu den bekannten, intensiver Beleuchtung ausgesetzten Individuen sehr schmalen Lappen zeigen im übrigen eine ähnliche Anordnung wie bei Figur 51—54.

Figur 49. Drei Individuen. Das Extrem der Verzwergung: an den concav ausgehöhlten Borkenschuppen alter *Abies*-Stämme in einiger Entfernung vom Waldrande. Zu der geringeren Beleuchtung kommt wohl noch die spärlichere Versorgung mit Wasser (wegen der concaven Gestalt der Borkenschuppen) hinzu, um diese Formänderung zu bewirken (p. 468).

Figur 50. Ein aufwärts gewachsener Lappen hat sich an einer Stelle mittels Rhizinen an sein Substrat (Baumrinde) festgeheftet und im Anschluss an diese Befestigung eine reichere Verzweigung begonnen. Die so entstandenen flach anliegenden Lappen nehmen einen Halbkreis ein. Die kleinen von ihnen gebildeten Adventivsprosse haben, wenigstens theilweise, vornehmlich zenithwärts gelegenen Ursprungsort; siehe auf dem Borkenstück den Lappen unten links (vom Beschauer gedacht), am oberen Rande fein gezähnt durch zahlreiche, winzige Adventivästchen.

Figur 51—54. Verschiedene ausgeprägtere Beispiele für das Verhalten von Exemplaren, die sich unbehindert an Baumstämmen auszubreiten vermögen: die jugendlichen, noch hellgrau gefärbten, isidienfreien Lappen sind schräg oder gerade aufwärts gerichtet und schmiegen sich dem Substrat eng an. Auch ihre Verzweigungen entspringen mehrfach fast kammartig nur auf der zenithwärts gekehrten Seite des betreffenden Lappens: siehe besonders Figur 53 auf der rechten Seite (vom Beschauer) sowohl unten als auch weiter oben, ferner Figur 54 in der Mitte des oberen Randes die theilweise das Borkenstück überragenden kleinen Lappen. Figur 51 repräsentirt eine mehr laubartig angeschmiegte Form (auch in den älteren Theilen), Figur 52 trägt in den herabhängenden älteren Lappen mit ihren dichten verzweigten Isidienauswüchsen den Charakter der *f. scobicina*, Figur 53 zeigt einfache, unverzweigte Isidien, während Figur 54 fast ganz der Isidienbekleidung auch in den älteren Theilen ermangelt (p. 441—446).

Tafel XII.

Figur 55. *Parmelia vittata*. Sorale, die in Folge feuchter und schattiger Lage netzförmige Durchbrechungen und starke Zerschlitzung aufweisen. Die linke Figur von der Oberseite, die rechte von der Unterseite gesehen. Beide $\frac{9}{1}$ (siehe p. 458).

Figur 56. Theil eines Thallus von *Parmelia obscurata* f. *glauca*, der an einem senkrechten Tannenstamm gewachsen ist. Jugendliche, vegetativ weiter wachsende Lappen fast nur am oberen Thallusrande. Sorale besonders an den nach abwärts gerichteten Seitenlappen terminal, theilweise, wennschon meist kleiner, auch auf der Oberfläche älterer Lappen. Der nach abwärts gelegene Theil des Thallus ist bereits

partiär abgestorben. In den mittleren noch lebenskräftigen Partien einige wohlausgebildete Apothecien (siehe Cap. I, 2). $\frac{1}{1}$.

Figur 57. *Ramalina obtusata* (siehe 435 ff.), Der linke Thallus von der Unterseite gesehen, um die unterseitigen, netzförmig angeordneten Lacunen und die lippenförmige Oeffnung der terminalen Sorale zu zeigen. Rechter Thallus von der Oberseite, hier keine Lacunen, sondern eine lückenlose Rinde von etwas längsfaserigem Bau. Die terminalen Sorale sind an ihrer helmförmig emporgewölbten Decke zu erkennen. Beide Thalli $\frac{3}{1}$.

Figur 58. *Physcia ascendens*. Vier jugendliche Thalli von etwas verschiedenem Alter, an einem senkrechten Baumstamm erwachsen. Die Sorale sind nach abwärts gerichtet, die unteren Lappen sämmtlich an der Spitze zu Soralen umgewandelt, vegetatives Weiterwachsen ausschliesslich an den Seiten und am oberen Rande des Thallus (siehe p. 432). $\frac{3}{1}$.

Tafel XIII.

Figur 59. *Parmelia vittata*: Ganzer Thallus auf einem wagerechten Tannenzweige gewachsen. Ausserordentlich reiche Apothecienentwickelung (insgesammt über 70), während die Soralbildung an den terminalen Enden der Lappen sehr zurücktritt (siehe Cap. III). $\frac{1}{1}$.

Figur 60. *Parmelia obscurata* f. *obscura*. Central gelegener, älterer Theil eines Thallus, dessen Lappen durch ungleich grosse, schwarze Querbänder in einzelne Assimilationsinseln gegliedert sind (siehe Cap. VII). $\frac{3}{1}$.

Figur 61. *Nephromium laevigatum*. Der obere Thallus stammt von einem senkrechten Baumstamm. Er ist behufs Erreichung der natürlichen Orientirung um 90° gedreht zu denken, sodass *o* nach oben und *u* nach unten gerichtet ist. Seinem Standort entsprechend ist er völlig soralfrei, dagegen in seinen unteren Theilen (bei *u*) mit zahlreichen, auf der Unterseite der Lappen endständigen Apothecien; nur in den oberen Partien des Thallus findet eine namhafte Ausdehnung desselben durch vegetatives Wachsthum jugendlicher Lappen statt (siehe Cap. I, 6 und Cap. III). Das untere Exemplar ist ein Theil eines auf der Erde zwischen Moos gewachsenen Thallus, im Gegensatz zu dem oberen Thallus ohne Apothecien, aber mit üppiger Soralentwickelung sowohl an den Rändern der Lappen, als auch in netzförmiger Vertheilung auf ihrer Oberfläche (siehe Cap. III). Beide $\frac{2}{1}$.

Fig. 92. *Parmelia physodes*. Obere Randlappen mit netzförmiger, weisser Felderung der Oberseite (p. 481). $\frac{6}{1}$.

Fig. 63. *P. physodes*. Zwei Apothecien mit zu Soralen umgewandelten Rändern (p. 485). $\frac{6}{1}$.

Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel XIV und XV.

Die Plasmaverbindungen der Pflanzenzellen weisen nicht selten Bilder auf, welche an das bekannte Aussehen von „Verbindungsfäden" zwischen jungen Tochterkernen erinnern. Das gilt im besonderen für jene Objecte, an denen Tangl[1]) zuerst die „offenen Communicationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen" untersuchte. In den dicken Zellwänden des Endosperms von *Strychnos nux vomica*[2]) ist der Verlauf der Plasmaverbindungen in der That ein solcher, dass man meinen kann, ähnliche Strahlungen vor sich zu haben, wie sie bei simultaner Scheidewandbildung in den protoplasmatischen Wandbelegen der Embryosäcke um die Zellkerne sich bilden. Diese Aehnlichkeit fiel Tangl[3]) schon auf, wobei er es dahingestellt liess, ob sie eine nur äusserliche oder entwickelungsgeschichtlich bedingte sei. Für diese letztere Annahme sprach sich dann ziemlich entschieden Russow aus[4]). Denn es liege, meinte er, nahe anzunehmen, dass der Fadencomplex, in welchem die Scheidewand entsteht, nicht durchschnitten werde, jene Scheidewand vielmehr als durchlöcherte Platte, durch welche die persistirenden Fäden gehen, sich bilde. Kienitz-Gerloff[5]) suchte diese Frage durch directe Beobachtung der Scheidewandbildung bei *Viscum album* zu entscheiden und gelangte dabei

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XII, 1879—1881, p. 170.

2) Im besonderen die Fig. 8—10 auf Taf. V.

3) l. c., p. 182.

4) Ueber den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Stzber. d. Dorp. Naturf.-Gesellsch., Sept. 1883, p. 14.

5) Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze. Botan. Ztg. 1891, Sp. 40.

zu einem dem vorausgehenden entgegengesetzt lautenden Ergebniss. Er fand, dass die Fasern der „Kerntonne" nicht die mindeste Aehnlichkeit mit der Plasmaverbindung der Zellen besitzen, dass ausserdem diese Fasern, nachdem die Tonne sich zur Linse erweitert hat, immer mehr an Deutlichkeit verlieren und schliesslich ganz verschwinden. Nicht minder würden die knötchenförmigen Verdickungen der Fasern während der Scheidewandbildung unsichtbar. Leider gelänge es nicht mit den sonst wirksamen Mitteln, in einer so jungen Scheidewand „die sie jedenfalls schon jetzt durchsetzenden Plasmafäden zur Anschauung zu bringen" [1]). Aus den Verbindungsfäden (Spindelfasern, wie Kienitz-Gerloff schreibt) könnten somit, nach diesen und andern Befunden, die Plasmaverbindungen kaum hervorgehen und läge es schon näher anzunehmen, dass sie ihren Ursprung in den Plasmasträngen fänden, die von dem Plasma ausstrahlen, das die jungen Kerne umgiebt [2]). — Bei seinem eingehenden Studium der Plasmaverbindungen bei *Volvox*-Arten hebt auch Arthur Meyer [3]) noch kürzlich hervor, dass „wir für die Plasmaverbindungen der Phanerogamen die Entwickelungsgeschichte noch gar nicht kennen." Bei *Volvox* lagen aber die Verhältnisse nicht günstig genug, um eine Entscheidung dieser schwierigen Frage zu gestatten. Im allgemeinen schienen da die Plasmaverbindungen sofort beim Auseinanderrücken der Zellen zu entstehen, dennoch sei es fraglich, ob sie alle von vorn herein gebildet werden, ja einige Beobachtungen machten es wahrscheinlich, dass ihre Anlage auch später noch möglich sei [4]). — Dagegen entscheidet sich Walter Gardiner [5]) auch neuerdings mit Bestimmtheit wieder dafür, dass die „connecting threads" aus den mittleren Knoten der Fasern der „achromatischen Spindel" hervorgehen. Diese Knoten setzen sich entweder alle in connecting threads fort, so in den Endospermzellen von *Tamus communis*, oder sie erfahren zu einem Theil nur eine solche Weiterentwickelung, werden zum anderen Theile von superponirten Membranlamellen

---

1) l. c., Sp. 43.

2) l. c., Sp. 44.

3) Die Plasmaverbindungen und die Membranen von *Volvox globator*, *aureus* und *tertius* mit Rücksicht auf die thierischen Zellen. Botan. Ztg., Originalabhandlgn., 1896, p. 197.

4) l. c., p. 198.

5) The Genesis and Development of the Wall and Connecting Threads in the Plant Cell. Proceedings of the Royal Society, Bd. LXVI, 1900, p. 186.

überdeckt, so in den Endospermzellen von *Lilium Martagon*, oder ihre Ueberdeckung ist allgemein, so bei der Bildung der Pollenmutterzellen und des Pollens von *Helleborus foetidus*. Damit glaubt Gardiner seine 1898 vertretene Anschauung über den Ursprung der Plasmaverbindungen der Zellen weiter gestützt zu haben, wie er auch schon in jenem älteren Aufsatze[1]) sich dahin äusserte, dass das ganze System der „connecting threads" einer gegebenen Zelle aus ihren frühesten Entwickelungsstadien stammt und eine nachträgliche Bildung von Plasmaverbindungen nicht erfolge[2]).

Beim Studium der Scheidewandbildung in den Oogonien von *Fucus* fiel mir auf, dass die kurzen Stäbchen, aus welchen die Zellplatten bestehen, sich der Quere nach theilten, um die Hautschichten für die angrenzenden Zellen zu liefern. Hierbei werden zwischen ihnen ganz feine Fäden ausgesponnen, die alsbald verschwinden[3]). Wäre letzteres nicht der Fall, so könnte man wohl meinen, dass die Plasmaverbindungen den ausgesponnenen, mittleren Theilen der Zellplattenelemente ihre Entstehung verdanken. Diese Möglichkeit fasste ich zunächst auch ins Auge und kam auf sie auch in meiner Arbeit über pflanzliche Zellhäute[4]), zurück mit dem Bemerken, dass sie unerwiesen sei. Denn thatsächlich war in diesem, wie in anderen Fällen, nur zu constatiren, dass sich die einfache Stäbchenschicht der Zellplatte verdoppelt, um die Hautschichten der beiden angrenzenden Zellen zu bilden, dass dabei feine Fäden oft ausgesponnen werden, ihr Fortbestehen in der entstehenden Scheidewand aber nicht nachzuweisen ist.

Seitdem ich mich einem näheren Studium der Plasmaverbindungen zuwandte, wurde mir das Fehlen eines Zusammenhanges zwischen ihnen und den Zelltheilungsvorgängen allmählich zur Gewissheit.

Dass ein solcher Zusammenhang fehlt, lehren eigentlich schon alle jene Fälle, in welchen Gewebe getrennten Ursprungs durch Plasmaverbindungen zusammenhängen. So wird die als Dermatogen bezeichnete äusserste Zellschicht eines phanerogamen Vegetations-

1) The Histology of the Cell Wall with Special Reference to the Mode of Connection of Cells. Proceedings of the Royal Society, Bd. LXII, 1898, p. 110.

2) l. c., Sp. 44.

3) Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 359.

4) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 515.

kegels nur durch Einschaltung antikliner und radialer Wände aufgebaut, nichts desto weniger sind weiterhin Plasmaverbindungen zwischen den Epidermiszellen und der angrenzenden Rindenschicht nachzuweisen. Von der Existenz dieser Verbindungen überzeugt man sich leicht bei *Viscum album*, jenem erprobten Object, dem neuerdings sich auch Kuhla [1]) eingehend zuwandte. So habe auch ich meine Studien mit *Viscum* begonnen, da es zur Einführung in jenes Gebiet, dessen Beherrschung eine nicht geringe Summe eigener Erfahrungen verlangt, mir besonders geeignet erschien.

Ich benutzte dabei zunächst die von Arthur Meyer [2]) empfohlene und auch von Kuhla [3]) befolgten Methoden, die ich dann nach Bedarf weiterhin erweiterte und auch etwas änderte. Uebung im Verfahren gehört bei diesen Operationen vor allem zum Erfolg und man muss auch dann noch darauf gefasst bleiben, dass einzelne Präparate selbst an erprobten Objecten, versagen. Meist begann ich die Untersuchung eines Objectes an frischen Schnitten, die möglichst rasch in einprocentige Osmiumsäure gelangten, dann, nach etwa 5 bis 7 Minuten, in Wasser abgespült, 20 bis 30 Minuten mit Russow's Jodjodkalium (0,2 % Jod und 1,64 % Jodkalium) behandelt wurden und die endlich in 25proc., oft auch stärkerer Schwefelsäure, mindestens eine halbe Stunde lang, unter Umständen selbst einen vollen Tag und darüber, quellen mussten. Solche Schnitte kamen dann in 25proc., mit Jod und einem Tropfen Meyer'scher [4]) Pyoktaninlösung in Wasser, im Verhältniss von 1 : 30, versetzte Schwefelsäure und erlangten dort in etwa 5 Minuten die erwünschte Färbung. In manchen Fällen vereinfachte ich das Verfahren, indem ich die frischen Schnitte in Jodtinctur legte und dort 20 bis 30 Minuten verweilen liess, sie dann in die schon erwähnte Jodjodkaliumlösung übertrug, und weiter, so wie zuvor, behandelte. Der Umstand, dass bei dickwandigen Endospermen ruhender Samen der Nachweis der Plasmaverbindungen verhältnissmässig leicht gelingt, brachte mich weiter auf den Gedanken, auch die zu untersuchenden saftigen Pflanzentheile zunächst bei gewöhnlicher Zimmertemperatur trocknen zu lassen, dann von ihnen Schnitte anzufertigen und diese erst der weiteren

1) Die Plasmaverbindungen bei *Viscum album*. Botan. Ztg., 1900, I Abth., p. 29.

2) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1897, p. 166.

3) l. c., p. 30.

4) Pyoktanin coeruleum von E. Merck in Darmstadt ist ein sehr reines Methylviolett.

Behandlung zu unterwerfen. Die Resultate waren oft sehr zufriedenstellend und boten unter Umständen selbst entschiedenen Vortheil. Sehr oft bewährte sich bei der Untersuchung auch Fixirung in Pikrin-Schwefelsäure mit darauf folgender Schwefelsäurequellung und Pyoktaninfärbung. Die Pikrin-Schwefelsäure hatte die von Němec[1]) empfohlene Zusammensetzung: auf 100 Raumtheile einer kalt gesättigten Lösung von Pikrinsäure in Wasser $^1/_2$ % Eisessig und $^1/_2$ % Schwefelsäure. Die frischen Schnitte kamen direct in diese Lösung, um nach 2 Stunden der weiteren Behandlung ausgesetzt zu werden. Die Protoplasten zeigten sich bei dieser Behandlung oft contrahirt und von den Plasmaverbindungen dann abgelöst, die innerhalb der Wandung verbleiben. Stellenweise konnten die Plasmaverbindungen bei dieser, seltener auch bei anderer Behandlungsweise, von den Protoplasten eingezogen werden. Das geschah wohl dann, wenn die Tödtung der Protoplasten nicht rasch genug erfolgte, am seltensten bei Osmiumsäurefixirung, es sei denn, dass zu dicke Schnitte zur Verwendung kamen. In Pikrin-Schwefelsäure quollen die Plasmaverbindungen oft merklich und fielen, nach erfolgter Färbung, dann besonders auf, hauptsächlich auch, wenn sich der Zellinhalt contrahirt hatte. Dann konnten die Plasmaverbindungen unter Umständen sogar unschwer gezählt werden. — Weniger günstige, wenn auch stellenweise noch brauchbare Bilder lieferte für *Viscum* die Fixirung der Schnitte mit dem Carnoy-schen Essigsäure-Alkohol[2]), der auf einen Theil Eisessig drei Theile absoluten Alkohol enthält. Auch hier liess ich auf die zweistündige Fixirung mit diesem Gemisch die Quellung in Schwefelsäure und die Pyoktaninfärbung folgen. Chrom-Essigsäure (ein Gemisch von gleichen Theilen 1 % Chromsäure und $^1/_5$ % Essigsäure) bewährte sich bei *Viscum* noch weniger, war aber doch nicht ganz unbrauchbar, und so ähnlich verhielt es sich mit dem gebräuchlichen Gemisch von Chromosmiumessigsäure. Selbst Fixirung mit absolutem Alkohol allein, direct auf frische Schnitte angewandt, lieferte, mit der üblichen Schwefelsäurequellung und Pyoktaninfärbung combinirt, einige verwerthbare Präparate. Mit grosser Hoffnung trat ich an die von Gardiner, dem eine so grosse Erfahrung auf dem Gebiete der Plasmaverbindung zukommt,

1) Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIII, 1899, p. 314.

2) La Cellule, T. III, 1887, p. 6 u. 276.

besonders empfohlenen Methoden heran[1]). Gewebe, welche nicht zu quellen brauchen, fixirt Gardiner mit dem Kolossow'schen Reagens. Dieses besteht in einem Gemisch von $^{1}/_{2}$ % Osmiumsäure mit einer 2- bis 3proc. Lösung von Urannitrat[2]). Dieser Fixirung lässt er eine Quellung in Wasser vorausgehen, oder bei gewöhnlichen vegetativen Geweben diejenige in Pikrinsäure, bei resistenteren Geweben in Chlorzinklösung oder in Schwefelsäure. Die Färbung wird mit Safranin allein, oder mit Safranin und hierauf Gentianaviolett, oder mit Safranin und hierauf Orange-G., auch wohl Eosin bezw. Säurefuchsin vorgenommen, oder es kommt Hofmanns-Blau mit Nachfolge von Methylenblau und Safranin in Anwendung. Besonders gute Effecte will Gardiner mit Safranin, Auswaschen in Orange-G., Nachfärben mit Gentianaviolett und Säurefuchsin erzielt haben[3]). Wir haben das alles nachgeprüft, so auch die Aufbewahrung der Schnitte, nach der Fixirung, in Thymolwasser versucht, kamen aber zu dem Ergebniss, dass die Osmiumfixirung mit nachträglicher Schwefelsäurequellung und Pyoktaninfärbung, bezw. die Pikrinschwefelsäurefixirung von der Schwefelsäurequellung und Pyoktaninfärbung gefolgt, die sichersten und besten Resultate liefert. Die nach dem Gardiner'schen Verfahren von uns hergestellten Präparate standen jenen nach, so dass wir es schliesslich vorzogen, die uns besonders zusagenden Methoden zu befolgen. Damit soll nicht behauptet werden, es könne die Gardiner'sche Methode nicht auch sehr gute Resultate liefern. Möglicher Weise hätten uns diese Resultate auch voller befriedigt, wenn wir uns speciell auf sie eingearbeitet hätten, doch hierzu lag eine Nöthigung für uns nicht vor. Unter allen Umständen wird es sich aber empfehlen, bei Arbeiten über Plasmaverbindungen sich nicht an eine einzige Untersuchungsmethode zu halten, vielmehr stets mehrere zu prüfen. Sicher ist, dass die eine Methode sich unter Umständen mehr für dieses, eine andere für jenes Object eignen kann. Wo der Nachweis der Plasmaverbindungen besonders leicht gelingt, sollte man ausserdem stets versuchen, ob er nicht auch durch directe Färbung, ohne vorausgehende Anwendung von Fixirungs- und Quellungsmitteln möglich sei[4]).

---

1) The histology of the Cell Wall, with special reference to the Mode of Connection of Cells. Proceedings of the Royal Society of London. Vol. LXII, 1898, p. 102.

2) Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. V, 1888, p. 51.

3) l. c., p. 103.

4) Vergl. auch Arthur Meyer, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1897, p. 171.

Mit Chromosmiumessigsäure, die so vorzügliche Dienste bei Kerntheilungsstudien leistet, war, wie schon erwähnt, für den Nachweis der Plasmaverbindungen wenig anzufangen. Nichts desto weniger wurden in Verfolg meiner Untersuchungen wachsende Sprossgipfel von *Viscum* mit diesem Gemisch fixirt, dann in gewohnter Weise eingebettet, geschnitten und mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt, um mich über etwaige Beziehungen zwischen Kern- und Zelltheilungsfiguren und den Plasmaverbindungen aufzuklären.

Alle diese Präparate lehrten übereinstimmend, dass eine solche Beziehung nicht besteht. Sie bestätigten damit die schon von Kienitz-Gerloff ausgesprochene Meinung. Zugleich zeigten die Längsansichten der Vegetationskegel stets, dass auch bei *Viscum*, wie bei anderen Angiospermen vom Dermatogen aus Zellen nach innen überhaupt nicht, oder doch nur ganz ausnahmsweise, abgegeben werden, dass somit die Plasmaverbindungen, die von der Epidermis nach innen führen, unmöglich von ausgesponnenen Zellplattenelementen abstammen können. In dem Schema, welches Kuhla für die einjährige Achse von *Viscum* entwarf, fallen durchschnittlich 2,1 Plasmaverbindungen auf 100 □μ der Wände, welche die Epidermis von der nächst inneren Rindenschicht trennen, während innerhalb der Epidermis selbst etwa 2,8 Plasmaverbindungen auf 100 □μ der antiklinen und 3,8 auf 100 □μ der radialen Wände zu zählen sind. Somit ist die Häufigkeit der Plasmaverbindungen innerhalb der periklinen, antiklinen und radialen Wände nur wenig verschieden, ungeachtet es doch die antiklinen Wände vor allem sind, die durch fortgesetzte Zelltheilungen eingeschaltet werden, eine Dehnung weiterhin in nur begrenztem Maasse erfahren, während das Flächenwachsthum der radialen Wände bei der Seltenheit ihrer Einschaltung ein ganz bedeutendes sein muss, der Ursprung der periklinen Wände an der Innenseite der Epidermis aber gar bis auf die ersten Theilungsvorgänge in der Keimanlage zurückgeführt werden muss. Das Flächenwachsthum dieser periklinen Wände ist demgemäss an älteren Pflanzen so enorm gewesen, dass Schnitte dort nur noch ganz vereinzelte Plasmaverbindungen treffen könnten, wenn deren Ursprung in Zelltheilungen läge. Nun sind aber, wie oben schon betont wurde, die Plasmaverbindungen zwischen Epidermis und der nächst inneren Rindenschicht nicht nur verhältnissmässig häufig, sondern dort auch

in den Schliesshäuten der Tüpfel einander in Mehrzahl genähert wie in den Tüpfeln anderer Wände[1]).

Das zwingt uns ohne weiteres den Schluss auf, dass die Plasmaverbindungen nicht auf Zelltheilungsvorgänge zurückzuführen seien. Bei näherer Ueberlegung hätte dieser Schluss schon a priori gezogen werden können; denn die Anordnung der Zellen in phanerogamen Vegetationspunkten ist eine solche, dass ein Ursprung der Plasmaverbindungen durch Zelltheilung, den lebendigen Zusammenhang der Zellkörper in radialen Richtungen so gut wie ausschliessen würde.

Die Plasmaverbindungen entstehen somit unabhängig von der Zelltheilung und es fragt sich weiter, zu welcher Zeit das geschieht. Russow[2]), Kienitz-Gerloff[3]), Kuhla[4]), Arthur W. Hill[5]) geben übereinstimmend Plasmaverbindungen schon in den meristematischen Geweben an. Aus den entwickelungsgeschichtlichen Angaben von W. Gardiner[6]) für das Endosperm von *Tamus communis* würde ebenfalls hervorgehen, dass die Plasmaverbindungen dort auf einem sehr jungen Stadium bereits vorhanden sind und in den jüngsten und dünnsten Zellwänden nachgewiesen werden können. Sie seien, führt Gardiner aus, zunächst gleichmässig in den Wandungen der Endospermzellen von *Tamus* vertheilt. Mit Beginn des Dickenwachsthums würden kleine Gruppen der Fäden durch fadenfreie Stellen an den Seitenwänden getrennt, während eine entsprechende Sonderung an den terminalen Wänden, deren Flächenwachsthum geringer sei, unterbleibe. Das Dickenwachsthum der Zellwandung erfolge zunächst nicht gleichmässig und bedinge hierdurch an den Seitenwänden, den Stellen entsprechend, die Gruppen von Plasmafäden führen, die Bildung von Tüpfelanlagen. Doch komme letzteren nur ein vorübergehender Bestand zu und verschwänden sie in der Folge.

Ich selbst habe an verschiedenen Objecten, am eingehendsten aber an den Senkern von *Viscum album*, die Entwickelungsgeschichte der Plasmaverbindungen verfolgt und kann bestätigen,

1) Vergl. die Fig. 1 auf Taf. III. l. c. bei Kuhla.

2) Sitzber. d. Dorp. Naturf.-Gesellsch., 1883, p. 15.

3) Botan. Ztg., 1891, p. 37 und a. a. O.

4) Botan. Ztg., 1900, I. Abth., p. 37, 55.

5) The Distribution and Character of Connecting Threads in the Tissues of *Pinus silvestris*, Proceedings of the Roy. Soc., Vol. LXVII, 1901, p. 437.

6) Proceedings of the Royal Society of London, Vol. LXII, 1898, p. 106.

dass sie von dem Augenblick an sicher nachweisbar sind, in welchem die secundäre Verdickung der Wände beginnt. Wie bekannt, folgen die Senker von *Viscum* mit einer meristematischen, sie quer durchsetzenden Zellschicht dem Dickenwachsthum der Wirthspflanze[1]). Diese Meristemschicht entspricht in ihrer Lage dem Cambium der Wirthspflanze, ist aber weniger scharf wie dieses von dem älteren Gewebe abgesetzt. Nachdem das Dickenwachsthum der Wirthspflanze begonnen hat, sind somit auch Zellen aller Altersstadien in der Meristemschicht der Senker von *Viscum* zu finden, demgemäss auch Zellwände jeder Dicke. Die Anlage der Plasmaverbindungen in diesen Wänden habe ich vornehmlich an einem *Viscum* studirt, das auf *Pirus Malus* wuchs. Unter den auf verschiedene Weise hergestellten Präparaten waren es besonders die mit Pikrin-Schwefelsäure-Schwefelsäure-Pyoktanin gewonnenen, welche die besten Resultate lieferten. Die Plasmaverbindungen liessen sich, mit verhältnissmässig grosser Deutlichkeit, schon in ganz jungen Scheidewänden nachweisen. Sie wurden mit dem Augenblick sichtbar, wo die secundäre Verdickung der Wandung begann, diese also jene Dicke erreichte, welche die Unterscheidung der Plasmaverbindungen in ihr zuliess. Zu gleicher Zeit wie in den neu eingeschalteten Querwänden des Senkers traten die Plasmaverbindungen, wenn auch spärlicher, in dessen durch Flächenwachsthum sich verlängernden Radialwänden auf. Dort konnten sie ihren Ursprung nicht der Zelltheilung verdanken, da diese nur selten Scheidewände in solcher Richtung einschaltet. Man müsste denn die fortdauernde Vermehrung der ursprünglichen Plasmafäden durch Spaltung in diesen Wänden annehmen, wofür jeder Anknüpfungspunkt fehlt. Einer solchen unwahrscheinlichen Annahme würde übrigens in den Senkern von *Viscum* auch die directe Beobachtung widersprechen, da man in den radialen Zellwänden, ebenso wie in den tangentialen, die Plasmaverbindungen gleich als Grupppen einander genäherter Fäden auftreten sieht. Zu welchen ungeheuerlichen Vorstellungen die Annahme einer fortdauernden Vermehrung der Plasmafäden durch Spaltung in wachsenden Zellwänden führen würde, lehren übrigens, mehr noch als die Senker von *Viscum*, die phanerogamen Vegetationspunkte, deren Dermatogen und Periblem schon in der Keimanlage getrennt wurde.

---

1) De Bary, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, 1877, p. 400.

Zu demselben Resultate über die Entstehung der Plasmaverbindungen wie bei *Viscum* bin ich auch in allen andern von mir untersuchten Objecten gelangt. Zu empfehlen sind unter Umständen auch die Markstrahlen der Dikotylen zu diesem Studium. An Querschnitten durch den Stamm findet man in den Markstrahlzellen der cambialen Gegend, Anlagen der Plasmaverbindungen sowohl in den tangentialen wie in den radialen Wänden. Da letztere auch in diesem Falle nur ganz selten eingeschaltet werden, so können ihre Plasmaverbindungen nicht von Zelltheilungen herrühren. Die Tüpfel der Markstrahlzellen sind übrigens meist klein und quellen ihre Schleimhäute nicht gut, so dass der Nachweis der sehr dünnen Plasmaverbindungen in manchen Fällen schwierig werden kann. Einen Fall letzterer Art stellt unsere Fig. 1, Taf. XIV für die Markstrahlen von *Pirus Malus* dar. Diese Figur habe ich in die Zahl meiner zu veröffentlichenden Abbildungen aufgenommen, weil sie noch in anderer Beziehung belehrend ist. Sie entstammt nämlich einem zur Winterszeit geschnittenen und untersuchten Stammtheil und zeigt eine zwischen einer vorjährigen Markstrahlzelle und einer ruhenden Cambiumzelle gelegenen Wandung. Diese Wandung ist nach der Markstrahlzelle zu fertig verdickt, nach der Cambiumzelle zu ohne secundäre Verdickungsschichten. Nichts desto weniger waren auch von der Cambiumzelle aus äusserst zarte Plasmafäden nachzuweisen, die durch die Schliesshäute nach den Tüpfelfüllungen der Markstrahlzelle führten. Damit war ein weiterer Beweis für die frühzeitige Anlage von Plasmaverbindungen erbracht.

Unsere entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen führten somit zu dem Ergebniss, dass die Plasmaverbindungen nicht auf Zelltheilungsvorgänge zurückzuführen sind. Sie stellen nicht ausgesparte Verbindungsfäden der Kerne in den Membranen dar; sie werden vielmehr in letztere nach deren Anlage eingeschaltet. Das geschieht in den jüngsten Stadien der Membran, unter allen Umständen vor Beginn ihrer secundären Verdickung. Die Bildung der Plasmaverbindungen erfolgt im allgemeinen nur an bestimmten Stellen der Membran bei Tüpfelbildung in den Schliesshäuten; doch sind auch Fälle bekannt, wo die Verbindungsfäden zunächst gleichmässig in den Wänden vertheilt sind und erst nachträglich auf bestimmte Stellen eingeschränkt werden.

Die nachträgliche Einschaltung der Plasmaverbindungen in die primären Wände verlangt entweder, dass erstere von dem einen Proto-

plasten ausgehend den andern durch die Zellwand erreichen, oder, was ich für wahrscheinlicher halte, dass sie verschiedenen Protoplasten entspringend, innerhalb der Wandung aufeinander treffen. Letztere Annahme könnte vielleicht zunächst befremden, ist in Wirklichkeit aber nicht auffallender als die Bildung correspondirender Tüpfel. Das Aufeinandertreffen der Enden einander entgegenwachsender Plasmafäden tritt uns auch bei der Anlage der Kernspindeln entgegen. Dort ist freilich eine trennende Wandung nicht zu durchsetzen, dafür aber die Entfernung, die überwunden werden muss, eine weit grössere.

Da es mir wünschenswerth erscheint, für die Plasmafäden, welche die pflanzlichen Zellwände durchsetzen und damit die einzelnen Protoplasten des Pflanzenkörpers zu einem Gesammtorganismus erheben, eine Bezeichnung zu schaffen, die internationale Anwendung zulässt, so erlaube ich mir für sie den Terminus „Plasmodesmen" vorzuschlagen.

In einem Aufsatz, der soeben erschien, sucht Kohl[1]) nachzuweisen, dass in der Ausbildung der Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen ein Dimorphismus besteht. Er giebt an, dass aus den bisherigen Erfahrungen sich für die untersuchten Einzelfälle zwei Systeme von Plasmaverbindungen ergeben: „Entweder", schreibt er, „durchsetzen die Plasmabrücken ausschliesslich die Tüpfelmembran, oder sie finden sich innerhalb der ungetüpfelten Membran". Die Plasmaverbindungen ersterer Art möchte Kohl als „aggregirte", die der letzteren als „solitäre" bezeichnen. Im allgemeinen finden sich beide Typen nicht in einer und derselben Zelle vor, doch ist Kohl ein solcher Fall im Endosperm von *Phytelephas macrocarpa* entgegengetreten. In den äusseren Zellen dieses Endosperms finden sich nur solitäre Plasmaverbindungen, in den inneren sowohl solitäre als aggregirte. Die solitären durchsetzen die gequollenen Membranen wie äusserst feine zarte Perlschnüre und bilden „hier und da Configurationen, welche an Kernspindeln erinnern, deren Pole von den benachbarten Zelllumina dargestellt werden". Innerhalb der Schliesshaut verlaufen die aggregirten Fäden um so gerader, je näher sie sich der Mitte befinden, beschreiben einen um so stärkeren Bogen, je mehr sie sich von ihr entfernen. Das giebt jenes bekannte Bild von der Gestalt einer biconvexen Linse,

1) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1900, p. 364.



das hier, wie Kohl mit Recht betont, eine ganz besonders schöne Ausbildung erlangt.

Zweierlei Plasmaverbindungen, wie sie Kohl hier schildert, sind auch früher schon, und zwar bereits im Jahre 1884, von W. Gardiner beschrieben worden [1]). Denn letzterer giebt an, dass in dem Endosperm der Palmen *Lodoicea*, *Bentinckia*, *Howea*, *Kentia* sowohl die Schliesshäute der vorhandenen Tüpfel als auch die übrigen ungetüpfelten Wandtheile von Plasmaverbindungen durchsetzt seien.

Kohl stellt fest, dass im Endosperm von *Phytelephas* die aggregirten Plasmaverbindungen auch ohne vorausgehende Anwendung von Fixirungs- und Quellungsmitteln zur Anschauung zu bringen sind. Sie treten schon deutlich in den Schnitten bei directer Anwendung eines entsprechenden Färbungsmittels hervor. Mit demselben Nachweis, der wichtig für die Beurtheilung des normalen Aussehens der Plasmaverbindungen ist, war ebenfalls schon ein anderer Forscher und zwar Arthur Meyer [2]) vorausgegangen. Er hatte zuvor entfettete Schnitte des Endosperms von *Latania borbonica* einige Minuten in eine Lösung von 1 g Hoffmanns-Blau in 150 g 50proc. Alkohols, andere in eine gleiche Lösung von Bayrisch-Blau gelegt und sie dann in Glycerin untersucht. „In beiden Fällen erscheinen die Plasmaverbindungen deutlich, die Mittellamelle der Schliesshaut schwach, die Membran sonst kaum gefärbt.“ Ich habe derartige Präparate ebenfalls hergestellt und sie, wie es Kohl [3]) empfiehlt, mit Safranin oder mit Methylviolett gefärbt. Solche Präparate beweisen in der That, dass die Plasmaverbindungen ohne vorausgehende Fixirung und Quellung sich, was auch Arthur Meyer seinerzeit schon behauptet hatte, als homogene Fäden präsentiren. Ich habe versucht, ein solches Bild möglichst naturgetreu in Fig. 2, Taf. XIV wiederzugeben. Dieses Bild war mir auch dadurch noch willkommen, dass es die aus zahlreichen anderen Beobachtungen abstrahirte Thatsache nochmals bekräftigte, dass die Plasmodesmen der Hautschicht der Protoplasten angehören. Die solitären Plasmaverbindungen im Endosperm von *Phytelephas* zeigen den bogigen Verlauf besonders dann, wenn die Zellen, denen sie angehören, quer getroffen sind. In

1) On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells. Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, Bd. III, Heft I, 1884, p. 86.

2) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1897, p. 171.

3) l. c., p. 368.

längsdurchschnittenen Zellen durchsetzen sie die Trennungswände als annähernd parallele Streifen (Fig. 7a, Taf. XIV). Ich gebe einen einzigen solchen Streifen in Fig. 7b bei stärkerer Vergrösserung wieder. Der Nachweis dieser isolirten Plasmaverbindungen ist wesentlich schwieriger als der aggregirten und erst an Quellungspräparaten zu erlangen.

Die von Kohl vorgeschlagene Unterscheidung von solitären und aggregirten Plasmaverbindungen mag sich immerhin empfehlen, ein scharfer Gegensatz zwischen beiden lässt sich aber nicht durchführen. So stellt meine Fig. 9, Taf. XIV ein Bild der Plasmodesmen zwischen zwei Parenchymzellen der Rinde von *Abies nobilis* dar. Die Fäden erscheinen in diesem Falle noch annähernd deutlich in Gruppen aggregirt, wenn sich auch diese Gruppen stark genähert zeigen und eine Tüpfelbildung kaum noch zu erkennen ist. Zwischen anderen Parenchymzellen derselben Rinde von *Abies nobilis* verliefen die Plasmaverbindungen in so gleichmässiger Vertheilung, dass man die einzelnen Plasmodesmen sehr wohl als solitär bezeichnen konnte; noch andere Parenchymzellen der Umgebung weisen andererseits ganz scharf gesonderte Fadengruppen auf. Ob im Einzelfalle bei dem viel untersuchten *Viscum* die Plasmaverbindungen als aggregirte oder solitäre zu gelten hätten, würde auch nicht immer leicht zu entscheiden sein. In den senkrecht zur Blattfläche orientirten Wänden der Pallisadenparenchymzellen des Blattes von *Viscum* findet man, wie schon eine Figur bei Kuhla[1]) zeigt, sowohl ganz solitäre Plasmafäden, als auch solche, welche zu Gruppen aggregirt sind.

Kohl[2]) hat mit Recht hervorgehoben, dass im Endosperm von *Phytelephas* die Quellung der Wände, bezw. ihrer verschiedenen Schichten, über das Aussehen der Plasmaverbindungen in den Präparaten entscheidet. In nicht gequollenen Zellwänden der Endospermzellen von *Phytelephas* erscheinen die Plasmaverbindungen als homogene Fäden. Ein prägnantes Beispiel für die Verschiedenheit des Aussehens, welche ungleiche Behandlung der Schnitte den Plasmodesmen verleihen kann, boten mir unter anderem die Mesophyllzellen der Nadeln von *Abies pectinata* D. C. Die Plasmodesmen lassen sich in diesem Object verhältnissmässig leicht sichtbar machen, die erhaltenen Bilder können aber bei ein-

1) l. c., Taf. III, Fig. 27.

2) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1900, p. 366.

seitiger Behandlung zu fehlerhafter Schlussfolgerung verleiten. Mit Osmiumsäure fixirte Querschnitte der Nadeln, in ungefärbtem oder gefärbtem Zustande untersucht, zeigten mir die Plasmaverbindungen in Gestalt ziemlich dicker Stäbchen. Eingehende Betrachtung (vergl. Fig. 13, Taf. XIV) lehrte aber, dass diese Stäbchen sich ausserhalb der Schliesshäute zu deren beiden Seiten befanden und dass sie innerhalb der Schliesshaut selbst nur durch äusserst feine, nicht immer nachweisbare Fäden verbunden waren. Von den Stäbchen zu den beiden Seiten vieler solcher Schliesshäute hatte sich der übrige protoplasmatische Inhalt mehr oder weniger vollständig, oft mit scharfem Umriss, zurückgezogen. Auch ausserhalb der Schliesshäute war die Hautschicht vielfach an der Zellwandung zurückgeblieben und zeigte dann nicht selten deutliche Stäbchenstructur. Anders waren die Bilder, die mir andere mit Jodlösungen fixirte, mit Pyoktanin gefärbte Präparate aufwiesen. Da zeigte sich, wie unsere Fig. 15, Taf. XIV lehrt, die Schliesshaut von verhältnissmässig starken Plasmafäden durchsetzt, die contrahirten Zellkörper hatten sich aber von diesen wie auch sonst von den Zellwandungen zurückgezogen. So bleibt denn nur der Schluss möglich, dass die Osmiumfixirung in den von mir untersuchten Schnitten ein mehr oder weniger vollständiges Zurückziehen der Plasmodesmen aus den Schliesshäuten und die gleichzeitige Trennung der Zellkörper von ihrer Hautschicht veranlasst hatte[1]). Die Beziehung der Plasmodesmen zu der Hautschicht trat in diesem Falle deutlich hervor und zeugte für ihre Hautschichtnatur. Andererseits waren in den mit Jodlösungen fixirten Präparaten die Plasmaverbindungen in den Schliesshäuten verblieben, während die meisten Protoplasten sich von ihnen getrennt hatten. Da die Fixirung der Plasmaverbindungen derjenigen der Zellkörper oft vorauseilt, so ist ein solches Verhalten überhaupt in den Präparaten häufig.

Auch in den Wänden der Milchröhren können die Plasmodesmen nur secundären Ursprungs sein. Schon im Jahre 1869 hatte Borščow[2]) angegeben, dass bei *Ceropegia* die Milchröhren durch „Siebporen" mit dem umgebenden Parenchym in Verbindung

1) Vergl. hierzu auch Fig. 14.

2) Ueber gegitterte Parenchymzellen in der Rinde des Stengels von *Ceropegia aphylla* und deren Beziehung zu den Milchsaftgefässen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. VII, 1869—70, p. 351 ff.



stehen. Solche Siebporen setzen aber, wie wir jetzt annehmen müssen, eine plasmatische Durchbrechung der Wandung voraus. Borščow behauptet sogar ausdrücklich, dass eine nachträgliche Bildung solcher Siebporen an Stellen, wo die Membran der Milchröhren sich einer siebporenfreien Stelle der Parenchymzelle anlegt, erfolgt. Dem entgegen bemerkt de Bary in seiner vergleichenden Anatomie[1]), dass er die Angaben, nach welchen die Tüpfel der Seitenwände von Milchröhren den Bau von Siebplatten besitzen sollten, nirgends bestätigen konnte. Doch gab de Bary zarte, quer ovale Tüpfel an den Milchröhren von *Plumiera alba* an, freilich mit der Einschränkung, dass Tüpfel auf den Seitenwänden von „gegliederten und ungegliederten" Milchröhren weit weniger häufig sind, als es auf den ersten Blick erscheint, und dass es sich vielmehr nur um Aussackungen der Wand handle, welche in der Flächenansicht das Bild zart umschriebener Tüpfel geben. Solche Siebtüpfel, wie sie Borščow an Milchröhren beschrieb, sind auch Kienitz-Gerloff[2]) an diesen Elementen nicht vorgekommen, hingegen will er nichtgefelderte Poren, denen vereinzelte Plasmafäden entsprachen, die nach den Parenchymzellen führten, an den Seitenwänden der Milchröhren von *Nerium* beobachtet haben. Solche Plasmaverbindungen zwischen Milchröhren und Parenchymzellen traten Kienitz-Gerloff auch bei *Euphorbia Cyparissias*[3]) entgegen. Er fand sie in beiden Fällen nur selten und hält ihre nachträgliche Entstehung für unwahrscheinlich. Er vermuthet vielmehr, dass diese Milchröhren nicht mehr Verbindungen besitzen, als sie schon in der Jugend hatten. Er deutet an, dass die herrschenden Vorstellungen über die Entstehung der Milchröhren wohl noch erhebliche Veränderungen erfahren würden. Letztere Erwartung hat sich nicht erfüllt. Die Untersuchungen von Chauveaud[4]) haben vielmehr bestätigt, dass die Milchröhren der Euphorbiaceen, Urticaceen, Apocyneen und Asclepiadeen ihren Ursprung nur wenigen Zellen verdanken, die sich bereits im Embryo differenziren und die, sich verzweigend und weiter wachsend, den Milchröhrenapparat der ganzen Pflanze aufbauen. Ein genetischer

1) Vergl. Anat. der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, 1877, p. 195.

2) l. c., S.-p. 37.

3) l. c., S.-p. 45.

4) Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées, Urticacées, Apocynées et Asclepiadées, Ann. d. sc. nat. Botan., 7e Sér. T. XIV, 1891, p. 1.

Zusammenhang zwischen Milchröhren und den sie umgebenden Geweben der fertigen Pflanze besteht also nicht und es können somit die Plasmaverbindungen zwischen den Protoplasten der Milchröhren und den angrenzenden Zellen, ob nun in grösserer oder geringerer Zahl ausgebildet, nur nachträglichen Urprungs sein. Gegen das Bild, das Kienitz-Gerloff von den Plasmaverbindungen bei *Nerium Oleander*[1]) entwarf, ist andererseits eingewandt worden, dass es, wie manche andere seiner Figuren, nicht Plasmaverbindungen, sondern gestreckte Tüpfelfüllungen darstelle[2]). Arthur Meyer, der diesen Einwand erhob, zeichnet die wirklichen Plasmaverbindungen für das nämliche Object weit dünner[3]). Ich selbst fand die Plasmodesmen hier ebenfalls weniger stark, als es durch Kienitz-Gerloff geschah, ausgebildet. Meine Fig. 18, Taf. XIV stellt solche Plasmodesmen zwischen den Milchröhren und den Parenchymzellen von *Nerium* dar. Auch fehlt in meinen Präparaten sowie in den Meyer'schen die knopfförmige Anschwellung, die Kienitz-Gerloff in mittlerer Länge der Plasmaverbindung hier anbringt, was aber, wie wir schon sahen, durch Verschiedenheiten der Quellung verursacht sein kann. Im übrigen ist mein Bild dem Kienitz-Gerloff'schen sehr ähnlich, und ich zweifle nicht daran, dass ihm auch nur Plasmodesmen und nicht Tüpfelausfüllungen zur Beobachtung vorlagen. Thatsächlich sind nur solitäre Plasmafäden in der Wandung der Milchröhren von *Nerium* nachzuweisen. Man könnte sie demgemäss auch für Tüpfelausfüllungen halten, würden sie nicht ohne Unterbrechung die Wandung durchsetzen. Ihre Zahl ist im ganzen genommen keine grosse, immerhin sind sie doch in jedem gut behandelten Präparat, das Milchröhren aufweist, unschwer zu finden. Eine merkliche Tüpfelbildung entspricht diesen Einzelfäden weder in der Milchröhre, noch in den angrenzenden Parenchymzellen; nur entsprechende Vertiefungen in der gequollenen Wand bezeichnen den Ausgangspunkt der Fäden und zwar stärker ausgeprägt in der Milchröhre als in den Parenchymzellen (Fig. 18, Taf. XIV). Nach alledem unterliegt es keinem Zweifel, dass auch echte Milchröhren Plasmaverbindungen in der Wandung besitzen, womit zugleich feststeht, dass diese dort nachträglich entstanden sind.

1) l. c., Taf. I, Fig. 24.

2) Arthur Meyer, Das Irrthümliche der Angaben über das Vorkommen dicker Plasmaverbindungen zwischen den Parenchymzellen einiger Filicineen und Angiospermen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1896, p. 158.

3) l. c., Taf. XI, Fig. 4.

Eine ähnliche Entstehung der Plasmaverbindungen hätte sich ohne weiteres auch für sehr zahlreiche Zellen secundärer Gewebe der Phanerogamen ergeben müssen, wenn in letzteren das von Krabbe[1]) behauptete gleitende Wachsthum stattfände. Denn bei einem solchen Wachsthum würden die Wände benachbarter Zellen sich aufeinander verschieben und primäre Plasmaverbindungen an den verschobenen Stellen ausgeschlossen sein. Doch die Annahme eines gleitenden Wachsthums hatte wenig Anklang gefunden. Es wurde vielmehr geltend gemacht[2]), dass ein localisirtes Flächenwachsthum der Zellhaut genüge, um die von Krabbe geschilderten Erscheinungen zu erklären. Erst neuerdings tritt für einen solchen Vorgang Jost[3]) wieder ein und sucht seine unbedingte Nothwendigkeit an den Astansatzstellen der Bäume zu erweisen. Die Verkürzung des Cambiums, die namentlich am Verlauf der Markstrahlen erkannt werden kann, soll dort dadurch zu Stande kommen, dass sämmtliche Cambiumzellen sich zwischeneinander schieben. Ist dies an jener Stelle aber möglich, so kann es auch anderswo geschehen und schwächt zunächst die gegen Krabbe's Angaben erhobenen Einwände ab. Damit tritt dann aber auch die von mir oben angeregte Frage der nachträglichen Plasmaverbindungen an so verschobenen Stellen in ihr Recht wieder ein, wie denn auch Jost in dem gleichen Sinne sich äussert[4]). Er hebt hervor, wie wichtig die Frage des gleitenden Wachsthums für „die Correspondenz der Tüpfel und vor allem der Plasmaverbindungen durch die Tüpfelschliesshaut" sei. Jost selbst beruft sich für die Möglichkeit der Correspondenz nachträglicher Tüpfel auf die Thyllen und tritt des weiteren auch für die Wahrscheinlichkeit der „nachträglichen Ausbildung eventueller Plasmaverbindungen" ein.

Auf Grund meiner sonstigen Erfahrungen liegt für mich ebensowenig Veranlassung vor, an der Möglichkeit einer nachträglichen Ausbildung von Plasmaverbindungen quer durch junge, aneinander vorbeigeglittene Zellmembranen, als auch durch solche, die erst nachträglich aufeinander stiessen, zu zweifeln. Für letztere liegen auch bereits Angaben vor, auf welche Jost schon hinweist und

---

1) Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen, 1886.

2) Vergl. A. Zimmermann, Die Morphol. u. Physiol. der Pflanzenzelle 1887, p. 204, auch G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., 1896, p. 66.

3) Ueber einige Eigenthümlichkeiten des Cambiums unserer Bäume, Botan. Ztg. 1901, I. Abth., p. 8 ff.

4) l. c., p. 10.

die hierher gehören. Schon im Jahre 1868 konnte Reess beobachten, dass die rundlichen Tüpfel sich berührender Gefässthyllen nicht selten einander entsprechen[1]). Es lag nun nahe, solche Objecte auf Plasmaverbindungen zu untersuchen. Ich wählte unter den mir zugänglichen Pflanzen, als die allem Anschein nach günstigsten, *Robinia Pseud. Acacia* und *Vitis vinifera* aus. Ich konnte unschwer constatiren, dass die Wände der Thyllen dort, wo sie innerhalb des Gefässlumens frühzeitig aufeinander stiessen, correspondirende Tüpfel aufweisen. Es gelang mir aber leider nicht, Plasmaverbindungen innerhalb der Schliesshäute dieser Tüpfel ganz sicher festzustellen. Bei der Dünne dieser Schliesshäute und ihrer geringen Quellbarkeit versagten die üblichen Hilfsmittel. Der Umstand, dass die Tüpfel einander entsprachen, bewies immerhin, dass die Protoplasten der verschmolzenen Thyllen in Wechselwirkung getreten waren. Demgemäss liess sich auch eine Plasmaverbindung durch die Schliesshäute annehmen. Freilich fehlte die Tüpfelbildung auch an den frei gebliebenen Wänden der Thyllen nicht ganz, ein Beweis dafür, dass ein erleichterter Verkehr mit der Umgebung, wohl mit der, das ausser Thätigkeit gesetzte Gefäss erfüllenden Luft erwünscht war. Solche blind endigende, von lebenden Thyllen ausgehende Tüpfel sind mit jenen zu vergleichen, die aus Markstrahlzellen nach den sie begleitenden Intercellularen führen. Es gelang mir nicht, wie ich das bereits erwähnte, in den Schliesshäuten correspondirender Thyllentüpfel Plasmaverbindungen nachzuweisen, doch konnte ich in manchen Fällen bei *Robinia*, an den Schliesshäuten todter Thyllen, eine siebartige Punktirung erkennen, die auf das Bestehen früherer Plasmodesmen hinwies. Diese Erscheinung war, sowohl bei *Robinia* als auch bei *Cytisus Laburnum*, früher schon Bengt Jönsson[2]) aufgefallen und wurde von ihm auch zutreffend geschildert.

Auf Grund ziemlich ausgedehnter Erfahrung glaube ich überhaupt behaupten zu dürfen, dass die Schliesshäute aller zwischen lebenden Zellen ausgebildeten Tüpfel von Plasmodesmen durchsetzt sind. Ich muss annehmen, dass zwischen Plasmodesmen und Tüpfelbildung eine bestimmte Beziehung besteht. Auch die Schliess-

---

1) Zur Kritik der Böhm'schen Ansicht über die Entwickelungsgeschichte und Function der Thyllen. Botan. Ztg. 1868, Sp. 6 und Taf. I, Fig. 5.

2) Siebähnliche Poren in den trachealen Xylemelementen der Phanerogamen, hauptsächlich der Leguminosen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1892, p. 513.

häute von Tüpfeln, die endgiltig zwischen plasmaleeren Zellräumen ausgespannt sind, haben Plasmodesmen besessen, so lange als jene Zellräume noch lebendigen Inhalt führten. Thatsächlich hat Kuhla[1]), ohne sich die Frage so, wie sie hier eben formulirt wurde, gestellt zu haben, Plasmaverbindungen in fast allen Schliesshäuten von Tüpfeln, die er bei *Viscum* untersuchte, nachweisen können. Ich bin in der Lage, seine Angaben in vollem Maasse zu bestätigen. — Nur in den Schliesshäuten der „halben" und der „vollständigen" Hoftüpfel vermochte Kuhla, trotz allen Suchens, Perforationen nicht zu unterscheiden[2]). Die Schliesshäute dieser Tüpfel seien, so giebt er an, nach ausgeführter Tinction so intensiv gefärbt, dass es unmöglich sei, in ihnen Plasmaverbindungen zu erkennen. Das trifft in der That meist zu, jedoch nicht immer, sodass ich meinerseits an dem Vorhandensein von Plasmodesmen in solchen Tüpfeln, zum mindesten im Porus der Hoftüpfel noch lebendiger Tracheïden, nicht zweifeln kann. So gab denn auch Russow seinerzeit schon an[3]), dass bei *Prunus Padus* der Porus junger Hoftüpfel von Protoplasmafäden durchsetzt zu sein scheine. Hierbei erinnert Russow an meine Angabe, dass bei *Pinus silvestris* das Protoplasma lange und sehr fest an der Schliesshaut des Hoftüpfels, zumal am Porus, haftet. Russow meint nicht zu irren, wenn er annimmt, dass die am jugendlichen Porus zu beobachtende Querstreifung der Ausdruck feiner Perforationen sei, und die zart netzartige oder gefelderte Zeichnung, die der Porus alter ausgebildeter Hoftüpfel erkennen lässt, gleichsam die vernarbten Stellen ehemaliger Perforationen vorstelle. Es wären das nachträglich entstandene Membranpfropfen, die sich optisch von der übrigen Membran differenziren[4]). So auch äussert sich ganz neuerdings Arthur W. Hill[5]) in einer Arbeit über die Plasmaverbindungen bei *Pinus silvestris*, die Gardiner in der Royal Society vorlegte. Alle lebenden parenchymatischen Zellen im Holze von *Pinus silvestris* sollen, dieser Arbeit zufolge, Plasmaverbindungen auf-

1) l. c., Botan. Ztg. 1900.

2) l. c., p. 49.

3) Sitzber. d. Dorp. Naturf.-Gesellsch., Sept. 1883, p. 16.

4) Vergl. auch Russow, Zur Kenntniss des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes. Biol. Centralbl., Bd. XIII, 1883, p. 66.

5) The Distribution and Character of Connecting Threads in the Tissues of *Pinus sylvestris* and other Allied Species, Proceedings of the Royal Society, Bd. LXVII, 1901, p. 439.

weisen, die sie aber, allem Anschein nach, einbüssen, wenn sie zu verholzen beginnen. Der Porus der Hoftüpfel ist, nach Hill, in der Jugend von Plasmaverbindungen sicher durchsetzt, die erst weiterhin obliteriren. — Als bei Leguminosen allgemein verbreitet und in anderen Pflanzenfamilien vielfach nachweisbar, giebt auch Bengt Jönsson[1]) die siebähnliche Durchbrechung der Schliesshäute an, welche tracheale Elemente untereinander und von Parenchymzellen trennen. Bengt Jönsson will auch zwischen jenen Elementen, so lange als sie lebenden Inhalt noch führen, Plasmaverbindungen nachgewiesen haben. Im besonderen sei ihm das bei *Psoralea bituminosa* gelungen. Es kann vielleicht fraglich erscheinen, ob alle jene Figuren[2]), in denen Bengt Jönsson Plasmaverbindungen darzustellen meint, wirklich solche sind, nicht vielmehr Tüpfelausfüllungen vorführen; seine Angaben über das Vorhandensein einer siebförmigen Punktirung älterer Schleimhäute lassen sich hingegen kaum anzweifeln.

Fraglich blieb es Kuhla auch, ob bei *Viscum* Plasmafäden die Schliesshäute jener Tüpfel durchsetzen, die an Intercellularen grenzen[3]). Mit fortgeschrittener Arbeitstheilung im Markstrahl sind es bei Coniferen nur die lebenden, bei Dikotylen nur die „liegenden“ Zellen, welche solche Tüpfel nach den Intercellularen entsenden[4]). Wie Kny[5]) seinerzeit schon hervorhob, brauchen diese Tüpfel andern Tüpfeln nicht zu entsprechen, sie müssen somit in jeder Zelle unabhängig von dem Einfluss anderer Zellen entstanden sein. Dass die in denselben Intercellulargang mündenden Tüpfel zweier Stockwerke „liegender“ Markstrahlzellen einander in ihrer Orientirung nicht entsprechen, davon kann man sich auf jedem guten radialen Längsschnitt durch das Stammholz einer *Salix*-Art unschwer überzeugen. Damit fällt also die Möglichkeit auch weg, es seien diese Tüpfel als correspondirende Anlagen an einer gemeinsamen Wand vor Ausbildung des Intercellulargangs entstanden. Es ist ausserdem bekannt, dass jene, die liegenden Markstrahlzellreihen begleitenden Luftgänge auch das Cambium

---

1) Siebähnliche Poren in den trachealen Xylemelementen der Phanerogamen, hauptsächlich der Leguminosen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1892, p. 494.

2) l. c., Taf. XXVII, Fig. 8—11.

3) l. c., p. 49.

4) Vergl. E. Strasburger, Leitungsbahnen p. 16, 163 a. a. O.

5) Ein Beitrag zur Kenntniss der Markstrahlen dikotyler Holzgewächse. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1890, p. 180.

durchsetzen, somit schon in diesem ausgebildet sind. Falls die Plasmodesmen nur der Reizvermittlung zwischen angrenzenden Protoplasten dienen sollten, wäre ihr Vorhandensein an Intercellularen überflüssig, daher ihr Nachweis an dieser Stelle auch für ihre anderweitige Function sich verwerthen liesse und allgemeineres Interesse dadurch gewinnen könnte. Leider gelang es mir eben so wenig wie Kuhla, über das Vorhandensein oder Fehlen von Plasmafäden in den Schliesshäuten solcher Tüpfel zu voller Bestimmtheit zu gelangen. Ein sicherer Nachweis war weder bei *Viscum* noch bei *Salix*, *Populus*, *Robinia* möglich. In allen diesen Fällen quollen die Schliesshäute an den Intercellularen schlecht, zeigten ausserdem so geringe Dicke, dass die Beobachtung dadurch auf unüberwindliche Hindernisse stiess. Die Gesammttinction der Schliesshäute, wo einigermassen erkennbar, schien eher gegen, als für das Vorhandensein von Plasmafäden in ihnen zu sprechen.

So wahrscheinlich es auch erscheint, dass die Schliesshaut correspondirender Tüpfel lebender Zellen von Plasmodesmen durchsetzt sei, so wenig lässt sich annehmen, dass die Tüpfelbildung als solche von dem Vorhandensein von Plasmafäden abhänge. Es werden doch auch Tüpfel bei der Wandverdickung einzelliger oder zuvor aus dem Gewebeverbande getretener Zellen erzeugt. Blind endigende Tüpfel sind nicht minder für die Aussenwände einiger Epidermen höher organisirter Pflanzen bekannt. Hofmeister[1]) schloss seinerzeit hieraus schon, dass eine ursächliche Beziehung der Tüpfelbildung in dem Umstande, dass die Tüpfel im Innern der Gewebe regelmässig correspondiren, nicht gesucht werden könne, weil Tüpfel eben auch „auf den freien Aussenflächen von Oberhautzellen in der Luft vegetirender Pflanzentheile vorkommen, so in denen der Gräser, der *Cycas revoluta*, der Kiefern, in den Haaren der jungen Zweige von *Pinus balsamea*". Ambronn[2]) führte die Mehrzahl der Tüpfel in den Aussenwänden von Epidermiszellen auf Wellungen der Radialwände oder auf deren Faltung zurück. Derartige Tüpfelbildungen könnten für die hier angeregten Fragen nicht in Betracht kommen. Auch die Porencanäle in den Cycadeen-Blättern, die an der Aussenseite der Epidermiszellen den

1) Lehre von der Pflanzenzelle 1867, p. 171.

2) Ueber Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIV, 1882, p. 82.



Radialwänden folgen, zeigen durch den Verlauf der sie umschliessenden Zellhautschichten an, dass sie keine echten Tüpfel sind. Sie reichen auch nicht etwa bis zur Cuticula, sondern gehen kaum über die Hälfte der Wanddicke hinaus, und lassen sich auf entsprechend spät auftretende, netzartige Verdickungen zurückführen. Aehnlich verhält es sich mit den Epidermisporen der Coniferen, Equiseten, Epacrideen. Sie alle entsprechen somit auch nicht den Tüpfeln, welche die Zellen im Innern der Gewebe verbinden. Hingegen haben die Epidermiszellen des Stengels und der Blattscheiden der *Bambusa* und der Luftknollen mancher Orchideen Poren aufzuweisen, deren Entwickelung, nach Ambronn[1]), derjenigen echter Tüpfel entspricht. Ambronn meint, dass diese Tüpfel in der Jugend der Organe, so bei *Bambusa*, wo die Scheiden den Stengeln eng anliegen, und auch bei Orchideen, wo die Luftknollen von dicht anschliessenden Blättern umhüllt sind, wohl der Diosmose des Zellsaftes dienen könnten, wie denn zwischen den Knollen und den umgebenden Blättern bei Orchideen eine schleimige Flüssigkeit sich vorfindet. Später verkieselt bei *Bambusa* die solche Poren führende Epidermis sehr stark, an den Orchideenknollen wird sie mit einer ausserordentlich dicken Cuticula überdeckt, sodass die Poren jedenfalls ihre Function einbüssen. Das alles ändert selbstverständlich nichts an dem Punkte, auf den es uns hier ankam, dass diese Tüpfel wirklich einseitig frei, ohne Beziehung zu anderen Zellen, entstehen.

Von besonderem Interesse schien es mir noch, das Verhalten solcher, in den Aussenwänden von Epidermiszellen vertheilter Poren zu studiren, deren Aufgabe höchst wahrscheinlich in der Perception für Contactreize besteht. In bestimmten Epidermiszellen der Ranken von *Cucumis sativus* sind, nach Pfeffer[2]), derartige Tüpfel in Einzahl oder zu mehreren vertreten. An ihrem Ende zeigen sie sich schüsselförmig erweitert; sie bieten somit für den Reizempfang eine breitere Fläche dar, ohne übrigens in den untersuchten Fällen die Cuticula zu erreichen. Entsprechende Tüpfel wie *Cucumis* hat auch *Bryonia dioica* und *Sicyos angulatus* in den Epidermiszellen ihrer Ranken aufzuweisen. Bei *Bryonia* werden sie nicht nur an der reizempfänglichen Flanke, sondern

1) l. c., p. 107.

2) Zur Kenntniss der Contactreize. Unters. aus dem botan. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1881—85, p. 524.



auch an den nicht reizbaren Partien, zum mindesten im oberen Theil des Organs, ausgebildet, während *Cucumis* sie nur an der empfindlichen Flanke besitzt. An den unteren unempfindlichen Theilen der Ranken fehlen sie. Dass aber die Reizbarkeit der Ranken nicht unbedingt an das Vorhandensein solcher Tüpfel geknüpft ist, lehren die Ranken von Passifloren, von *Cobaea* und von *Vitis vinifera*, denn allen jenen Pflanzen gehen sie ab. Dessen ungeachtet zählen die Ranken von *Passiflora gracilis* zu den empfindlichsten; sie sind weit sensibler als diejenigen von *Cucumis sativus*. Die Perception des Reizes kann somit ohne Betheiligung der Tüpfel erfolgen, wenn auch anzunehmen ist, dass letztere, wo vorhanden, die Aufnahme des Reizes erleichtern. In der That muss ja eine durch Compression erzielte örtliche Formveränderung der Zellhaut in hervorragender Weise auf den Inhalt der Tüpfel einwirken. Auch G. Haberlandt[1]) stellte fest, dass bei jenen Cucurbitaceen-Ranken, welche Tüpfel in der Aussenwandung ihrer Epidermiszellen führen, stets noch zwischen letzteren und der Cuticula eine mehr oder minder zarte Celluloseschicht sich nachweisen lässt. Bei *Cucurbita Pepo* und *Melopepo* fand Haberlandt in dem Tüpfelplasma meist ein oder mehrere Kryställchen eingebettet, die sonst an keiner andern Stelle der Protoplasten, auch nicht im Zellsaft, vertreten waren. Haberlandt ist geneigt, diesen Krystallchen eine Rolle bei der Perception des Reizes zuzusprechen. Bei einem plötzlichen Druck auf das Ende des Protoplasmafortsatzes wird durch die Ecken und Kanten der Krystalle eine noch weiter gehende Deformation und somit eine noch stärkere Reizung des Plasmas bewirkt werden. Haberlandt[2]) hat an den reizbaren Staubfäden von *Portulaca grandiflora* und *Opuntia vulgaris* im wesentlichen ähnliche Organe gefunden. Es sind das papillenartig vorgewölbte Plasmafortsätze an der Aussenseite der Epidermiszellen, die eine zartere Wandpartie deckt. Ihr Vorhandensein an solchen Orten bestärkt die Vorstellung, dass auch die mit Plasma angefüllten Tüpfel der Ranken reizempfindende Organe sind. Pfeffer[3]) stellte sich die Frage, ob die Aussenwände der Ranken nicht auch von feinen Plasmafäden durchsetzt seien. Diese waren aber nicht nachzuweisen, auch nicht mit Hilfe

1) Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., 1896, p. 478.
2) l. c., p. 479.
3) l. c., p. 524.

von Methoden, welche im Innern der Ranke aufs schönste die äusserst zarten Plasmafäden zwischen den Zellen sichtbar machten. Ich kann diese Angaben von Pfeffer nur bestätigen und ausserdem hinzufügen, dass ich auch ausserhalb der reizempfangenden Tüpfel von *Cucurbita Pepo*, Plasmafäden welche deren Füllungen nach aussen fortgesetzt hätten, nicht nachweisen konnte. Sie waren auch auf jüngeren Entwickelungszuständen nicht da. Aus dieser Feststellung folgte für mich somit nicht nur, dass auch diese einseitigen Tüpfel in den Epidermiszellen der Ranken unabhängig von andern Tüpfeln entstehen, sondern dass auch Tüpfelbildung erfolgen kann, ohne dass eine entsprechende Wandstelle durch Plasmafäden für eine solche Anlage vorgezeichnet sei.

Andererseits schildert Gardiner Fälle, in welchen die Aussenwände von Epidermiszellen wirklich von Plasmafäden, die er ebenfalls als „system of threads" bezeichnet, durchsetzt sein sollen. Gardiner berücksichtigt dabei nicht, dass, wenn diese nach aussen verlaufenden Fäden den echten Plasmaverbindungen entsprechende „threads" sein sollten, sie damit in Widerspruch zu seiner Auffassung treten würden, dass Plasmaverbindungen aus Zelltheilungsfiguren hervorgehen. Denn Zelltheilungen nach dieser Richtung sind ja schlechterdings ausgeschlossen. In Wirklichkeit kommt aber eine solche Frage hier gar nicht in Betracht, da es sich dabei thatsächlich um Dinge handelt, die von Plasmodesmen durchaus verschieden sind. Die von Gardiner in den Aussenwänden der Epidermis von *Tamus communis* und von *Lilium Martagon* geschilderten „threads" sind sehr feine Canäle, deren Inhalt mit der Substanz der Plasmodesmen nichts zu thun hat. Sie gehören in dieselbe Kategorie von Erscheinungen, wie manche andere der als radiale Streifungen bezeichneten Structuren, die in den Aussenwänden von Epidermiszellen beschrieben und abgebildet worden sind. Erinnern möchte ich hier nur an die älteren Bilder von de Bary, im besonderen an eine Figur, die er auf der Tafel, die seine Arbeit „Ueber die Wachsüberzüge der Epidermis" [2]) begleitet, veröffentlicht hat. Sie stellt die radiale gestreifte Epidermis der Internodien von *Acer striatum* dar. De Bary fügt aber schon hinzu, dass, wenn zarte Querschnitte der Epidermis von *Acer*

1) The Histology of the Cell Wall, with special reference to the mode of connection of Cells. Proceed. of the Roy. Soc. of London, Vol. LXII, 1898, p. 109.

2) Botan. Ztg. 1871, Taf. II, Fig. 34.

striatum in Alkohol gekocht werden, nach der hierdurch bedingten Extraction des Wachses durch das Lösungsmittel, die Cuticulaschichten an Dicke erheblich abnehmen und die Radialstreifung der oberflächlichen Lagen schwächer wird oder gänzlich schwindet[1]. Ich habe die Blätter von *Lilium Martagon* und auch von *Tamus communis* untersucht und sie in der verschiedensten Weise behandelt, um mir ein Urtheil über die Gardiner'schen Angaben zu bilden. Je nach den Pflanzen, denen man die Blätter entnimmt, ist die radiale Streifung der Cuticularschichten verschieden stark ausgebildet, und es kostet unter Umständen Mühe, sie nachzuweisen. Am leichtesten gelingt dies verhältnissmässig noch bei *Lilium Martagon* an den besonders stark verdickten Epidermiszellen der vorspringenden Blattrippen. Nach der Dicke der Cuticularschichten in Gardiner's Bilde[2] zu urtheilen, hat auch er seine Darstellung einer solchen Stelle des Blattes entnommen. Die von ihm beschriebenen „threads" verlaufen mehr oder weniger bogenförmig nach aussen und lassen sich stellenweise bis zur Cuticula verfolgen. Ihr Inhalt ist bei *Lilium Martagon* oft deutlich körnig, färbt sich mit Pyoktanin aber kaum und ist zweifellos von anderer Beschaffenheit wie die Plasmodesmen. Ich zweifle nicht daran, dass er ähnlich wie die von de Bary geschilderten Streifungen zu den Ausscheidungen der Epidermis in Beziehung steht.

Dass correspondirende Tüpfelbildung zwischen nachträglich vereinigten Zellen möglich ist, lehren bereits die Pilze. Besonders auffällig wird diese Erscheinung in den reifen Perithecien von *Penicillium*[3]. Das dichte Geflecht, das durch Zusammenschluss der Hyphen und nachträgliche Verdickung ihrer Wände entstand, bildet während dieser Verdickung Tüpfel aus, die „ein getreues Bild von Tüpfeln darbieten, wie sie bei höheren Pflanzen vorkommen". Wie die Brefeld'schen Figuren lehren, sind die zu einem völlig lückenlosen Gewebe verflochtenen Hyphen zunächst ganz dünnwandig[4], worauf erst die Verdickung der Wände beginnt, die in correspondirender Weise innerhalb der angrenzenden Zellen erfolgt[5]. Leider fehlen Angaben darüber, ob die Schliesshäute

1) l. c., Sp. 599.

2) l. c., p. 109, Fig. 6.

3) Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, II. Heft; Die Entwickelungsgeschichte von *Penicillium*, 1874, p. 48 ff.

4) l. c., Taf. III, Fig. 18.

5) Vergl. die Figuren Taf. IV bis VI.

dieser Tüpfel von Plasmafäden, deren Bildung hier doch nur eine nachträgliche sein könnte, durchsetzt sind. In manchen Fällen erscheint es freilich, als wenn bei Pilzen und Algen eine solche nachträgliche Ausbildung fadenförmiger Verbindungen zwischen angrenzenden Protoplasten Schwierigkeiten bereite. Zum mindesten könnte man geneigt sein, das aus den etwas complicirten Vorgängen zu folgern, die zur Erreichung einer solchen Verbindung eingeleitet werden. So sieht man beispielsweise im Mycel der Basidiomyceten auf späteren Entwickelungszuständen, nachdem die seitlichen Entfernungen der Fäden grösser wurden, die Verbindung zwischen aufeinander folgenden Zellen der einzelnen Fäden in eigenthümlicher Weise zu Stande kommen[1]). Eine obere Zelle des Fadens treibt unmittelbar über der trennenden Scheidewand eine Ausstülpung von der Dicke eines Seitenzweiges, welcher sich sogleich hakenförmig umbiegt und der unteren Zelle gerade unter der Scheidewand anschmiegt. Dort findet eine volle Verschmelzung beider Zellen statt, auf welche alsbald aber, innerhalb der Oese, die Bildung einer Scheidewand folgt[2]). In dieser Scheidewand wird nun, wie Kolderup-Rosenvinge[3]) nachwies, einer jener Tüpfel ausgebildet, wie sie für Pilze charakteristisch sind. Ein in der Mitte der Scheidewand vorspringender Calluspfropf zeichnet sie aus[4]). Man muss also wohl annehmen, dass die nachträgliche Ausbildung eines solchen Tüpfels in einer älteren Scheidewand hier auf grössere Hindernisse stösst, als die volle Auflösung älterer Wände. Erst in der jungen, neu angelegten Wand kann er zur Ausbildung gelangen. Es ist anzunehmen, dass diese Tüpfel der Pilze von Plasmodesmen durchsetzt sind, wenn auch deren Nachweis auf Schwierigkeiten stösst. So heisst es auch in einem Vortrag, den Kienitz-Gerloff[5]) in der December-Sitzung 1900 der deutschen botanischen Gesellschaft hielt, dass Plasmaverbindungen bei Pilzen und Flechten nicht ausgeschlossen seien, dass aber nicht ganz sicher zu entscheiden sei, „ob nicht doch eine ganz feine Haut als trennende Schicht noch vorhanden ist“.

---

1) O. Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft III; Basidiomyceten I, 1877, p. 17, Taf. I, Fig. 3b.

2) Brefeld, l. c., p. 17 und Taf. I, Fig. 3b.

3) Sur la formation des pores secondaires chez les *Polysiphonia*. Botan. Tidsskrift, 17. Bd., 1. Heft, 1888, p. 18.

4) Vergl. Botan. Practicum, I. Aufl., 1884, Fig. 114, p. 324.

5) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1900, p. 397.

Ich selbst stiess bei der Entscheidung dieser Frage ebenfalls auf Schwierigkeiten, so im besonderen bei *Amanita, Psalliota* und den meisten Flechten. Ein Object aus diesem Gebiet, bei dem der Nachweis von Plasmodesmen ohne all zu grosse Schwierigkeit gelingt, ist in der Flechte *Cora pavonia* gegeben. Ich benutzte trockene von Johow in West-Indien gesammelte Exemplare, die ich aufweichen liess und dann für die Untersuchung entsprechend fixirte. Dass bei der Lebensweise der Flechten das Eintrocknen nicht die Einziehung der Plasmaverbindungen zur Folge haben dürfe, lag auf der Hand. Daher das aufgeweichte Material ebenso gute Dienste wie frisches leisten musste. Am besten bewährten sich die mit Osmiumsäure fixirten Schnitte, die hierauf in Schwefelsäure zur Quellung gebracht und mit Pyoktanin gefärbt wurden. Für gewöhnlich liessen sich da je zwei durchgehende Plasmafäden bei der Einstellung auf den optischen Durchschnitt unterscheiden. Meine beiden Fig. 19 und 20, Taf. XIV stellen das dar. In den beiden Seiten der Querwände war meist protoplasmatischer Inhalt angesammelt und die zarten Plasmafäden setzten ihn innerhalb der Querwand fort.

Von demselben Gesichtspunkt wie secundäre Tüpfelbildung bei den Pilzen, dürfte, wie mir scheint, jene bei den Algen beurtheilt werden. Der Vorgang, der zu ihrer Bildung bei *Polysiphonia* führt, ist hier noch auffälliger. Er wurde von Kolderup-Rosenvinge[1]) eingehend studirt. Um die zunächst fehlende Verbindung zwischen angrenzenden „Pericentralzellen“ bei *Polysiphonia* herzustellen, theilt sich eine obere Pericentralzelle in eine grosse obere und eine ganz kleine untere Zelle; in der schrägen Scheidewand zwischen beiden wird dann ein kleiner Porus ausgebildet. Hierauf verschmilzt die kleine untere Zelle durch Auflösung der alten Scheidewand mit der nächst unteren Pericentralzelle, sodass beide nur einen Protoplasten bilden, der zwei, sich weiterhin noch durch Theilung vermehrende Zellkerne enthält. Dass der in der neuen Scheidewand angelegte Porus so wie die sonstigen Poren der *Polysiphonia* die protoplasmatische Verbindung der angrenzenden Zellkörper unterhält, muss als sicher gelten, wie denn auch sonst Plasmaverbindungen für andere Florideen von Hick[2]), Schmitz[3]),

1) l. c., p. 10 ff.

2) Protoplasmatic continuity in the Florideae, Nature Vol. XXVIII, p. 581.

3) Untersuch. über die Befrucht. der Florideen. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1883, p. 219.

G. Massee[1]) und Spencer Le M. Moore[2]) beschrieben worden sind und Wille[3]) ihr Vorhandensein für sämmtliche Zellen dieser Pflanzen angiebt. Ebenso haben Hick[4]), Wille[5]), Kohl[6]) und Andere, ähnliche Plasmaverbindungen für braune Algen, Kohl[7]) für verschiedene Chlorophyceen, Arthur Meyer[8]) für Volvocineen, Borci[9]) für Cyanophyceen beschrieben.

Für frei nach der Oberfläche einzelliger Organismen verlaufende Poren möchte ich als Beispiel hier nur die Desmidiaceen anführen. Bei ihnen soll nämlich, nach Hauptfleisch[10]), nachträgliche Tüpfelbildung mit Plasmadurchbrechung sich vollziehen. In der Zusammenstellung seiner Ergebnisse giebt Hauptfleisch[11]) an, dass in den jungen Schalen, die bei der Zelltheilung neu entstehen, Poren anfangs für gewöhnlich nicht nachweisbar seien, später aber deutlich hervortreten. Er schliesst daraus, dass sie in dem fertiggestellten Theil der Membran erst nachträglich angelegt werden. Bei ihrem ersten Sichtbarwerden sind die Poren stets sehr fein und nehmen dann an Weite zu. Diese Poren sind von feinen Protoplasmafäden durchsetzt, die vom Protoplasten der Zelle ausgehen, und an der Aussenseite der Poren in kleinere oder grössere Knöpfchen enden. Diese Fädchen sind somit, nach Hauptfleisch, anzusehen: „als fadenförmige, cilienartige Fort-

1) On the formation and growth of cells in the genus of *Polysiphonia*. Journ. of Roy. Mikr. Soc., Ser. II, Vol. IV, 1884, p. 198.

2) Observations on the continuity of Protoplasm., Linn. Society's Journal-Botany, Vol. XXI, 1885, p. 602.

3) Bildrag til Algernes physiol. Anat. Kgl. Svenska Vitensk. Akad. Handlingar, Bd. XXI, 1885, No. 12, p. 68, auch Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des physiol. Gewebesystems bei einigen Florideen. Nova Acta, Bd. LII, 1887, p. 61 u. a. m.

4) Protoplasmic continuity in the Fucaceae, Journal of Botany, 1885, p. 97 und 354.

5) l. c., p. 67.

6) Protoplasmaverbindungen bei Algen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1891, p. 16.

7) l. c., p. 13.

8) Die Plasmaverbindungen und die Membran von *Volvox globator*, *aureus* und *tertius* mit Rücksicht auf die thierischen Zellen. Botan. Ztg., Originalabhandl. 1896, p. 187.

9) Le communicazioni intracellulari delle Nostochineae, Malpighia I, Fasc. 2 bis 5, 1886.

10) Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Inaug.-Diss. Greifswald, 1888; erschienen auch in den Mittheilungen aus dem Naturwiss. Verein für Neuvorpommern und Rügen, Jahrg. 1888.

11) l. c., p. 69 bis 72.

sätze des Protoplasmakörpers, welche durch die ganze Dicke der Zellmembran hindurch reichen und ihre knöpfchenartig verdickte Spitze nach aussen vorstrecken.“ Diese Porenfädchen stehen zu der Gallertbildung in Beziehung, welche bei der Mehrzahl der Desmidien erfolgt. Diejenigen Arten, an denen deutliche Poren nicht zu erkennen sind, lassen auch keine Gallerthülle wahrnehmen, während es andererseits doch auch einige Arten mit „derben Poren“ giebt, welche der Gallerthülle ermangeln. Die Endflächen, mit welchen fadenbildende Desmidien zusammenhängen, sind wohl auch von Porenfädchen durchsetzt und dürften die aufeinander folgenden Zellen durch diese verbunden sein. Hauptfleisch gelang es nicht, diese Fädchen sicher nachzuweisen, doch spricht für ihr Vorhandensein der sehr bezeichnende Umstand, dass auf Trennungen, die im Zellfaden sich vollziehen, sofort Gallertbildung an den neuen Endflächen erfolgt. — Wie aus den Einzelschilderungen von Hauptfleisch hervorgeht, werden die Poren in den Membranen der jungen Zellhälften oft schon frühzeitig angelegt, wenn sie auch erst später ihre endgiltige Weite erlangen. Ihre Ausbildung ist mit dem Dickenwachsthum der Membran verbunden, und sie brauchen nicht erst als solche nachträglich vom Protoplasma erzeugt zu werden. Wohl aber durchbricht dieses Protoplasma weiterhin ihre äussere Schliesshaut, um frei hervorzutreten. Dieses letztere Verhalten galt es mir hier im besonderen hervorzuheben.

Dass Cilienbildung in manchen Fällen an behüllten Zellkörpern erfolgt und alsdann die zu Cilien sich ausbildenden Protoplasmafortsätze die vorhandene Membran durchbohren müssen, lehrt vor allem das Verhalten aller geisselführenden Bakterien. Ihre Geisseln wachsen aus den gekeimten, bezw. einer Theilung entstammenden Individuen langsam hervor[1]), und da sie vom Protoplasten ausgehen, dieser aber von einer Membran umgeben ist, so müssen sie durch diese hindurchwachsen, um nach aussen zu treten. Eingezogen werden diese Geisseln bei den Bakterien nicht. Das geschieht hingegen bei manchen, doch nicht bei allen Schwärmsporen der Algen[2]), wie es *Vaucheria* in besonders lehrreicher Weise zeigt. Das Einziehen der Cilien an der mit zahlreichen

1) Alfred Fischer, Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1894, p. 100.

2) E. Strasburger, Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, p. 69, 77.

Cilienpaaren besetzten Schwärmspore erfolgt erst nach Anlage einer zarten Cellulosewandung, also durch Poren, die in dieser ausgespart wurden. Die Cilien möchte ich hier ohne weiteres den Plasmaverbindungen zur Seite stellen, da ich sie beide für kinoplasmatische Gebilde, für Producte der Hautschicht halte.

Es kehrt in der die Plasmaverbindungen behandelnden botanischen Literatur, zum Theil als selbstverständlich, der Vergleich dieser Verbindungen mit jenen der Siebröhrenglieder wieder. Das geschah bereits durch Tangl in seiner zum ersten Mal die Plasmaverbindungen der Endospermzellen schildernden Arbeit[1]) und so spricht sich auch Kienitz-Gerloff[2]), um nur noch Diesen zu citiren, dahin aus, dass „die Siebröhren mit ihren längst bekannten Verbindungssträngen", „nur einen Specialfall" darbieten, „in welchem die Stränge besonders dick und in Folge dessen leicht sichtbar sind". In Wirklichkeit vermisst man aber in den bisherigen Untersuchungen über Siebröhren den Nachweis, dass deren Verbindungsstränge, zum mindesten bei den Angiospermen, mit den Plasmodesmen identisch seien. Andererseits genügen die zum Nachweis der Verbindungsstränge von Siebröhren verwandten Mittel durchaus nicht zur Feststellung der Plasmodesmen. Das deutet auf stoffliche Verschiedenheiten zwischen beiden hin. Wie es um die Entwickelungsgeschichte der Verbindungsstränge zwischen Siebröhrengliedern bis jetzt steht, zeigt der die Plasmaverbindungen bei *Viscum album* behandelnde Aufsatz von Kuhla. Denn auch Kuhla wirft noch die Frage nach deren Ursprung auf[3]). Mit der eigenen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung kommt er dabei nicht zum Abschluss, doch hat er „mehrfach nach Behandlung mit der Pyoktaninmethode an jungen Siebplatten Bilder gesehen, die keine andere Deutung zuzulassen schienen, als die Russow'sche Annahme, dass die grossen Siebporen aus der Vereinigung vieler normaler Plasmaverbindungen hervorgegangen seien, die allmählich dicker geworden und schliesslich gruppenweise verschmolzen wären". „Doch ist diese Frage noch genauer zu untersuchen." Ich selbst empfand denselben Wunsch wie Kuhla und glaubte, nach der vorausgegangenen Einarbeitung in die Plasmodesmen, zu der

1) Ueber offene Communication zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XII, 1879—1881, p. 187.

2) Botan. Ztg. 1891, Sp. 34.

3) Botan. Ztg. 1900, I. Abth., p. 41.

Lösung dieser weiteren Aufgabe entsprechend vorbereitet zu sein. Ich darf wohl hoffen, dass mir dies in einem gewissen Maasse auch gelang. Vor allem stellte sich aus meinen Untersuchungen heraus, dass die Durchbrechung der Siebtüpfel bei den Coniferen eine andere als bei den Siebplatten der Angiospermen ist. Die Siebelemente der Coniferen verhalten sich zu jenen der Angiospermen gewissermassen so, wie die Tracheïden zu den Gefässen. Man könnte demgemäss die Siebröhren der Angiospermen, als Siebgefässe, jenen der Coniferen gegenüberstellen. So weit ich beurtheilen kann, würden Siebgefässe den Gymnospermen abgehen, vielleicht in ähnlichem Verhältniss wie die Tracheen. Ebenso möchte ich aus den Poirault'schen Untersuchungen [1]) schliessen, dass auch die Pteridophyten der Siebgefässe, ähnlich wie der Tracheen, ermangeln.

Es hätte hier keinen Zweck, nochmals die ganze, so umfangreiche Literatur über Siebröhren zu recapituliren. Es genüge, dass ich auf die Verdienste, die sich auf diesem Gebiete im besondern de Bary, Russow, Karl Wilhelm, v. Janczewski, Alfred Fischer, Lecomte erworben haben, hinweise. Die betreffenden Arbeiten finden sich in meinem Buche „Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen“ [2]) angeführt. Es kamen seitdem die eben citirten Poirault'schen Untersuchungen bei Gefässkryptogamen hinzu.

Meine jetzigen Untersuchungen der Siebröhren der Gymnospermen schränkte ich im wesentlichen auf *Pinus silvestris* ein. Sie ergänzen die Ergebnisse, zu denen ich in meinen „Leitungsbahnen“ gelangt war [3]). Sowohl die Siebtüpfel, welche einzeln auf den radialen Seitenwänden stehen, wie auch jene, die gehäuft die geneigten Terminalwände der einzelnen Siebröhrengebilde einnehmen, sind von Callusfäden durchsetzt, die nachweisbar aus echten Plasmaverbindungen, also aus Plasmodesmen, hervorgehen. Die Schliesshaut des Siebtüpfels ist gefeldert und die einzelnen Felder weisen eine grössere Anzahl solcher Callusfäden auf. Diese Fäden sind zunächst homogen, sehr zart und nur mit Hilfe der für Plasmaverbindungen üblichen Hilfsmittel nachweisbar. Bald werden sie dicker, erscheinen dann zunächst etwas körnig und beginnen

1) Recherches anatomiques sur les cryptogames vasculaires. Ann. d. sc. nat., Bd. VII, sér. T. XVIII, 1893, p. 113.

2) 1891.

3) l. c., p. 65, 69 u. a. m.

Anilinblau aufzuspeichern. Dann ist es überaus leicht, sie in den Zellwänden sichtbar zu machen, während bei der gleichen Behandlungsweise unveränderte Plasmaverbindungen anderer Elemente verborgen bleiben. Die Bilder sind hinlänglich bekannt, immerhin nehme ich hier einige auf, weil die Untersuchung sehr zarter Schnitte, mit besseren optischen Hilfsmitteln, über einen Punkt Aufklärung schuf, der bisher anders aufgefasst wurde. Es handelt sich nämlich um die Angabe, dass die Callusfäden der Siebtüpfel bei den Coniferen mit einer mittleren stärker lichtbrechenden Anschwellung versehen seien. Dieses stärker lichtbrechende Knötchen veranlasste mich seinerzeit, die Frage zu erörtern, ob überhaupt die Siebtüpfel der Coniferen durchbrochen seien[1]). Fast schien es, als lägen in den Knötchen nur gequollene Stellen der Mittellamelle der Schliesshaut im Verlauf der Callusfäden vor. Letzteres ist nun thatsächlich nicht der Fall. Denn es befinden sich, wie unsere Fig. 21—25, Taf. XIV zeigen[2]), die stärker das Licht brechenden Stellen nicht im Verlauf der Callusfäden, wechseln vielmehr mit ihnen innerhalb eines jeden Siebfeldes ab. Sie stellen in Wirklichkeit somit das Netzwerk der Mittellamelle der Siebfelder vor, dessen Maschen von den Callusfäden durchsetzt werden. Es leuchtet ohne weiteres ein, dass bei nicht ganz zarten Schnitten und nicht hinreichend starker Vergrösserung der Schein einer medianen Anschwellung der Callusfäden selbst leicht erweckt werden kann. — Die Callusfäden endigen beiderseits, soweit sie seitlich oder terminal zwei Siebröhrenglieder verbinden, mit kleinen callösen Anschwellungen (Fig. 21, Taf. XIV). Diese nehmen, im Verlauf der Entwickelung, an Grösse zu, verschmelzen zunächst miteinander vor jedem Siebfelde (Fig. 23, Taf. XIV) zu einem grösseren Köpfchen, und diese Köpfchen wachsen weiter und vereinigen sich zu den grossen Callusplatten, welche den ganzen Siebtüpfel decken. Diese Platten sind meist an einer Seite der Siebtüpfel stärker entwickelt (Fig. 24, Taf. XIV), können aber auch zu beiden Seiten die gleiche Ausbildung erlangen (Fig. 25). Man stellt während dieser Vorgänge stets sicher fest, dass die Callusmassen ausserhalb der Hautschicht der Siebröhrenglieder liegen. Sind somit die Callusfäden der Siebtüpfel ihrem Ursprung nach auch Hautschichtgebilde, so werden sie doch

1) Leitungsbahnen, p. 71.

2) Die zugehörige Flächenansicht in Fig. 22.

während ihrer Umwandlung in Callussubstanz von ihr getrennt und alle die weiter hinzukommende Callusmasse ist Ausscheidungsproduct der Hautschicht. Bei beginnender, mit Dickenzunahme verbundener Umwandlung der Plasmaverbindungen in Callusfäden, nehmen letztere, wie schon erwähnt wurde, zunächst ein etwas körniges Gefüge an, das aber weiterhin schwindet, so dass sie ebenso wie die ihnen hinzugefügte Callusmasse, annähernd homogen erscheinen. Schon während fortgeschrittenerer Stadien der Callusbildung beginnt die Auflösung der Verdickungsschichten der Gitter in den Siebfeldern. Man sieht demgemäss die Callusfäden mehr oder weniger untereinander verschmelzen. Die Fig. 24 und 25, Taf. XIV deuten diesen Vorgang an. Hervorzuheben ist, dass das feine Gitter der Siebfelder ebenso wie das gröbere, das die Siebfelder umrahmt, von Anilinblau nicht gefärbt wird. Die Verdickungsschichten des Gitters der Siebfelder erlangen auch während ihrer Auflösung diese Fähigkeit nicht. — Wie aus älteren Veröffentlichungen hinlänglich bekannt ist, werden die Callusplatten der ausser Thätigkeit tretenden Siebröhren aufgelöst; mit ihnen zusammen schwinden auch die Callusfäden der Tüpfel. Die Schliesshäute der Siebtüpfel liegen nun kahl da und zeigen in Flächenansichten (Fig. 26, Taf. XIV), wie auch an Durchschnitten (Fig. 27), dass die Siebfelder ein zartes Gitterwerk führen. Von diesen sind nur die Verdickungsschichten weggelöst worden, die Mittellamelle blieb erhalten. Jetzt bestätigt der Vergleich von neuem, dass die Knötchen, die wir in halber Dicke der Schliesshäute jüngerer Siebröhren sahen, nicht Anschwellungen der Callusfäden waren, sondern den durch die Mittellamelle vertretenen dichteren Partien des feinen Gitterwerkes der Siebfelder entsprachen.

Damit ist, so hoffe ich, die Frage nach der Natur der stärker das Licht brechenden Knötchen in den Siebtüpfeln der Coniferen erledigt, eine Frage, deren Beantwortung Arthur W. Hill auch in seiner ausführlichen, eben erschienenen Arbeit über Plasmaverbindungen bei *Pinus* und verwandten Arten[1]), erst späteren Untersuchungen zuweist. Durch die Güte des Verfassers kam mir dessen sehr eingehende und sorgfältig durchgeführte Arbeit zu,

1) The Distribution and Character of Connecting Threads in the Tissues of *Pinus silvestris* and other allied Species. Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, Ser. B., Vol. 194, 1901, p. 111.

während meine Abhandlung sich bereits im Druck befand. Es freut mich, dass ich sie zum Mindesten noch bei den Correcturen berücksichtigen kann.

Dass die Callusfäden der Siebtüpfel bei den Coniferen aus Plasmodesmen hervorgehen, wird auch in belehrender Weise durch das Studium der an eiweisshaltige Markstrahlzellen bei *Pinus silvestris* grenzenden Siebtüpfel bestätigt. Auf die Beziehung dieser, die Function von Geleitzellen vollziehenden Markstrahlelemente bestimmter Coniferen zu den Siebröhren habe ich seinerzeit hingewiesen[1]). Ich gab auch schon an, dass die Callusfäden der Siebtüpfel an solchen Markstrahlzellen nur in der Wandung der Siebröhre ausgebildet werden[2]). Es lässt sich andererseits feststellen, dass diese Callusfäden in der Wandung der Markstrahlzelle sich in weit zartere Plasmodesmen fortsetzen. Unsere Fig. 28, Taf. XIV führt dies für *Pinus silvestris* vor. Entsprechend der ausbleibenden Verwandlung der Plasmaverbindungen in der Wand der Markstrahlzelle in Callusfäden, unterbleibt auch die Bildung einer Callusplatte in dieser. So sieht man die den eiweisshaltigen Markstrahlzellen von *Pinus silvestris* angesetzten Siebtüpfel, nur in der Siebröhre mit Callusplatten bedeckt, wo diese letzteren auch die gleiche Mächtigkeit wie sonstige Callusplatten erlangen können.

Das verschiedene Verhalten der Plasmaverbindungen zu den beiden Seiten der die Siebröhren und eiweisshaltigen Markstrahlzellen von *Pinus silvestris* trennenden Mittellamellen stellte wiederholt auch Arthur W. Hill fest. Das geschah bei Anwendung bestimmter Untersuchungsmethoden, während andere sich für diese Aufgabe ungeeignet erwiesen. Auch meint Arthur W. Hill zu constatiren, dass das Alter der Fäden von Einfluss auf das Ergebniss der Untersuchung sei[3]).

Von Angiospermen habe ich die gewohnten Objecte: *Tilia europaea*, *Aristolochia Sipho*, *Vitis*, *Cucurbita* von neuem untersucht, concentrirte mich aber schliesslich auf *Kraunhia floribunda* (als *Wistaria chinensis* oder *Glycina chinensis* allgemeiner bekannt), die mir die an sie gestellten Fragen am besten beantwortete. *Kraunhia* hat nämlich kurze Siebgefässglieder, und fast senkrecht zu deren Verlauf orientirte Siebplatten. Das erleichtert wesentlich

---

1) Sitzber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1890, p. 207, und Leitungsbahnen, p. 54 ff.
2) Leitungsbahnen, p. 61.
3) l. c., p. 114.

die Untersuchung. Denn jeder radiale Längsschnitt eines zur Sommerszeit fixirten Materials führt alle erwünschten Stadien in richtiger Aufeinanderfolge vor und braucht man auch an Querschnitten nicht lange zu suchen, um Siebplatten in der Aufsicht zu finden. Für die Beobachtung dienten gequollene und ungequollene Schnitte. Erstere wurden einerseits mit den zum Nachweis der Plasmaverbindungen dienenden Mitteln, andererseits mit Chlorzinkjodlösung behandelt, der, wie es Russow empfahl, Jodjodkaliumlösung in entsprechenden Mengen zugesetzt wurde. Ganz vorwiegend benutzte ich Material von einem 22 mm dicken Stamme, der Mitte Juni in Alkohol eingelegt worden war. Ich färbte die meisten Schnitte direct mit Anilinblau, ohne sie zuvor quellen zu lassen, und untersuchte sie in Glycerin. Vorwiegend waren es aus freier Hand angefertigte Präparate, zum Theil auch mit dem Mikrotom ausgeführte Schnitte. Zu letzterem Zwecke wurden kleine Baststücke, welche die gewünschten Entwickelungszustände der Siebgefässe enthielten, in Paraffin eingebettet, und in gewohnter Weise weiter behandelt. Die meisten Schnitte waren $^{5}/_{1000}$, eine Anzahl nur $^{3}/_{1000}$ mm dick. Da es mir vor allem nur auf die Entwickelungsgeschichte der Siebplatte ankam, so legte ich auf die unveränderte Fixirung des Inhalts der Siebgefässglieder weniger Gewicht. Für letzteren kann ich wieder auf mein Buch über Leitungsbahnen hinweisen, in welchem ich die eigenartigen, innerhalb der Siebgefässglieder suspendirten Schleimkörper hier auch beschrieben habe[1]). Die Siebplatten von *Kraunhia* sind einfach, sie entsprechen einem Siebtüpfel der Coniferen. Die Schliesshaut wird gleich nach ihrer Anlage durch locale Verdickung mit einem Gitterwerk bedeckt, das zunächst eben so wenig wie die übrige Schliesshaut Anilinblau aufnimmt. Hierauf beginnt die Ablagerung der mit Anilinblau sich färbenden Substanz. Auf diesem Entwickelungsstadium, das ich in Fig. 29, Taf. XIV zur Darstellung brachte, gelingt auch der Nachweis von Plasmaverbindungen in der Schliesshaut der Siebfelder, was zuvor wegen der zu geringen Dicke der Schliesshäute grosse Schwierigkeiten bereitete. Die Plasmaverbindungen sind aber zuvor schon da und ihre Anwesenheit ist mit Schwefelsäure und Pyoktanin wahrscheinlich zu machen mit dem Augenblick, wo die gitterförmige Verdickung der Schliesshaut beginnt. In dem Stadium der Fig. 29, Taf. XIV fangen die Plasmaverbindungen bereits an,

1) l. c., p. 193, Taf. III, Fig. 4 bis 11, p. 199.

etwas Anilinblau aufzuspeichern und sind daher auf sehr zarten Schnitten durch die Schliesshaut sicher zu constatiren. In besonders günstigen Fällen kann man dann auch in der Aufsicht, innerhalb einzelner Siebfelder, das feine Gitterwerk, das dieser Durchbrechung der Schliesshaut entspricht, erkennen (Fig. 30, Taf. XIV). Vergleicht man ein solches Bild mit jenem, das eine alte, von ihrem Callus befreite Siebplatte von *Pinus* (Fig. 26, Taf. XIV) darbietet, so ist die Uebereinstimmung auffallend. Bliebe es bei einer Umwandlung der Plasmaverbindungen in Callusfäden und deren entsprechender Verstärkung, so würde eine solche Siebplatte von *Kraunhia*, auch im fertigen Zustande, der Siebplatte einer Kiefer gleichen. Doch bei *Kraunhia* schreiten die Entwickelungsvorgänge an den terminalen Siebplatten anders fort. Es wird an beiden Seiten der Siebplatte mit Anilinblau färbbare Callussubstanz weiter abgelagert, wobei diese Ablagerung in den Siebfeldern nur schwach bleibt, hingegen besonders zur Erhöhung des Gitterwerks verwandt wird. Das giebt an zarten Schnitten durch die Siebplatte zunächst Bilder, wie ein solches durch unsere Fig. 31, Taf. XIV vorgeführt wird. Die inneren, sich nicht färbenden Theile der Siebplatte treten in Continuität noch hervor, durchsetzt in den Siebfeldern von den gefärbten Callusfäden. Die Ausscheidung der Callussubstanz auf die Platte erfolgt, ganz so wie bei *Pinus*, von der Aussenseite der Hauschicht aus. Im allgemeinen erscheinen die Siebfelder in der Aufsicht jetzt gleichmässig blau, weil die Callussubstanz sie völlig überzieht, doch kann man, wenn auch nur selten, innerhalb einzelner Siebplatten Felder antreffen, in welchen die Enden der Callusfäden getrennt sich zeigen und kleine blaue Flecke bilden, so wie dies in Siebfeldern der Kiefer der Fall ist. In Fig. 32, Taf. XIV liegt ein solches Feld vor, die übrigen Felder sind gleichmässig mit Callussubstanz bedeckt. Auf einem nächst folgenden Entwickelungszustande, während die Höhe des Gitters wächst, beginnt die Durchbrechung der Schliesshäute der Felder in ihrer Mitte. Sie ist nicht eine Folge der seitlichen Verschmelzung der Callusfäden untereinander, da sie mit einem kleinen Loche in der Mitte des Feldes beginnt (Fig. 33, Taf. XIV) und dann an Durchmesser zunimmt (Fig. 34 und 35, Taf. XIV). Durch die entstehende Oeffnung communiciren die Schleimmassen der angrenzenden Siebgefässglieder. Diese Schleimmassen nehmen, bei richtiger Regulirung der Tinction, nicht die himmelblauen Töne der Callussubstanz, sondern violette

Färbung an. So tingirt ist auch der in den Gliedern suspendirte Schleimkörper, der bei der Fixirung des Objectes nicht selten an eine Siebplatte gedrängt wird. Während die Callussubstanz auf der Aussenseite der Hautschicht ausgeschieden wurde und weiter so ausgeschieden wird, gehören die Schleimmassen, welche die perforirten Siebfelder durchsetzen, dem Inhalte der Siebgefässglieder an. Diese Schleimmassen zeigen in der Siebplatte somit hantelförmige Gestalt; der Schleimstift, der das Siebfeld durchsetzt, ist beiderseits angeschwollen. In Fig. 34, Taf. XIV, wo ich ein Stück einer etwas geneigten Siebplatte abgebildet habe, stellen die kleinen Kreise den Durchschnitt der engsten Theile der Schleimstifte, die weitesten den Umriss ihrer dem Beobachter zugekehrten Köpfe vor. Alsbald ist die ganze Schliesshaut innerhalb eines jeden Feldes aufgelöst, und da die Verdickung des Gitters an seiner ganzen freien Oberfläche fortschreitet, so werden die Poren der Siebplatte wieder verengt. So ist es bereits in der durch unsere Fig. 36, Taf. XIV im Durchschnitt vorgeführten Siebplatte, der die Aufsicht Fig. 37, Taf. XIV annähernd entspricht. Noch weiter ist die Verengung der Poren in Fig. 38, Taf. XV fortgeschritten, wo der Schleimkörper der einen Seite der Siebplatte anliegt und, vielleicht nur in Folge der Präparation, Fortsätze in die Poren der Siebplatte entsendet. Noch enger zeigen sich die Poren der Siebplatte in Fig. 39, Taf. XV, sie werden nur noch von schmalen Schleimstiften durchsetzt. In allen diesen Figuren erkennt man im Innern des verdickten Gitters der Siebplatte die ungefärbten primären Membrantheile, während die ganze Verdickungsmasse himmelblau leuchtet. Schliesslich stossen die Verdickungsmassen des Gitters aufeinander und der Verschluss der Siebplatte ist vollzogen (Fig. 40, Taf. XV). Der helle Querstreifen, der diese Callusmasse durchsetzt, deutet auch jetzt noch die primären, ungefärbten Membrantheile in ihr an. Erst ziemlich spät erfolgt bei *Kraunhia* die Auflösung der Calli und damit wird das Gitter bis auf seine primären Theile blossgelegt. Diese allein bleiben erhalten. Da die Siebgefässe gleichzeitig zusammengedrückt werden, sind diese Gitter sehr stark verbogen. Ich habe in Fig. 42, Taf. XV ein Stück eines solchen Gitters gezeichnet, das ein radialer, mit dem Mikrotom ausgeführter Längsschnitt blossgelegt hatte. Die Fig. 41, Taf. XV führt eine Mittellamelle aus einer solchen Siebplatte vor. Wegen der starken Verbiegung der Siebplatten muss man Bilder, die solche Figuren liefern, meist

ziemlich lange suchen. Es ist klar, dass in einer blossgelegten Siebplatte von *Kraunhia* die feineren Gitter fehlen, welche in den Siebfeldern der blossgelegten Siebplatten von *Pinus* (Fig. 26, 27, Taf. XIV) zu sehen sind; das Gitter der *Kraunhia* entspricht dem Gitter, das bei *Pinus* die Siebfelder umfasst.

Der Vergleich der Siebplatten von *Kraunhia* mit jenen von *Pinus* lehrt also, dass, während bei *Pinus* die Schliesshäute der Siebfelder erhalten bleiben, die ursprünglichen Plasmaverbindungen den Ursprung der Callusfäden geben, im Anschluss an diese die Ablagerung der Callussubstanz sich vollzieht und die gesammte Siebplatte deckt, bei *Kraunhia* die Schliesshäute der Siebfelder gelöst werden und die Callussubstanz als Verdickungsmasse dem Gitter der Siebplatte aufgelagert wird. Hiernach mag es aber gerechtfertigt erscheinen, wenn ich die Siebröhren der Angiospermen mit den Gefässen der nämlichen Pflanzen vergleiche. Auch in den Gefässen der Angiospermen sind die Terminalwände als Tüpfel aufzufassen, deren Schliesshaut aber, im Gegensatz zu den Siebgefässen, vollständig aufgelöst wird, ohne ein zuvor verdicktes Gitter zurückzulassen. Nur die Umfassung des Tüpfels bleibt als Ring an der Seitenwandung des Gefässes bestehen. Wo es sich aber in Gefässen um „leiterförmig durchbrochene" Terminalwände handelt, entsprechen die stehen gebliebenen Membrantheile der letzteren nicht den Gitterwerken des Siebtüpfels, sondern den Membranbalken, welche in zusammengesetzten Siebplatten die einzelnen Siebtüpfel trennen. Wie bekannt, pflegen in den Gefässen der Angiospermen solche leiterförmigen Durchbrechungen dann ausgebildet zu werden, wenn die Terminalwände geneigt sind. Diese erhalten dann eine Anzahl meist gestreckter und parallel angeordneter Tüpfel, statt eines einzigen, und die Auflösung der Schliesshäute dieser Tüpfel hat dann den gegebenen Bau der trennenden Wandung zur Folge. In fast genau derselben Weise erhalten die Siebgefässe der Angiospermen, bei stärkerer Neigung der Terminalwände, eine Anzahl meist ebenfalls quer gestreckter und mehr oder weniger parallel angeordneter Siebtüpfel, deren Entwickelung im Uebrigen genau mit jener bei *Kraunhia* übereinstimmt.

Diese Entwickelung habe ich bei den zusammengesetzten Siebplatten von *Tilia europaea* und von *Vitis Labrusca* verfolgt. Es genüge, wenn ich hier auf meine Fig. 46, Taf. XV hinweise, die, in der Aufsicht, einen charakteristischen Zustand aus der Entwickelungsgeschichte der Siebröhren von *Vitis Labrusca* vorführt.

Sie stellt das Stadium dar, in welchem die Siebfelder der einzelnen Siebplatten durchbrochen werden und die sie durchsetzenden, hantelförmigen Schleimpfropfen als stark lichtbrechende Knöpfe in jedem Siebfeld sich zeichnen. Diese Figur entspricht durchaus der Fig. 35, Taf. XIV von *Kraunhia.* Auch hier wird der Callus dem Gitter der Siebtüpfel aufgesetzt und er kann schliesslich, über die Grenzen der einzelnen Siebtüpfel hinübergreifend, die ganze Terminalwand bedecken. Bei seiner Auflösung verbleiben, wie bei *Kraunhia*, nur die primären Gittertheile in den Siebtüpfeln, ausserdem, naturgemäss, die Membranbalken, welche die einzelnen Siebtüpfel trennen.

Ich habe, um meine Schilderung zu vereinfachen, im Vorausgehenden von der Einschaltung der widerspruchsvollen Literatur abgesehen. Ich will dies auch am Schlusse nicht nachholen, vielmehr in dieser Beziehung nur noch einmal auf Lecomte[1]) und auf meine „Leitungsbahnen“ verweisen. Bemerkt sei hier nur, dass Lecomte im Gegensatz zu älteren Angaben bereits darin Recht hatte[2]), dass er die Callussubstanz bei Angiospermen sich nicht in den Siebfeldern, sondern auf dem Gitterwerk absetzen liess. Mein eigenes Urtheil über diesen Vorgang wurde hingegen in den Leitungsbahnen noch durch die Vorstellung gestört, der Ausgangspunkt der Callusbildung müsse bei Angiospermen der gleiche wie bei Gymnospermen sein[3]).

Meine Untersuchungen an Angiospermen lehrten mir jetzt zugleich, dass die Siebtüpfel an den Seitenwänden, durch welche benachbarte Siebröhren communiciren, in ihrem Bau mit den terminalen Siebplatten nicht übereinstimmen, vielmehr weit weniger modificirte Tüpfel darstellen. Es liegt in diesem Verhalten somit eine ähnliche Einrichtung vor, wie sie auch in den Tracheen der Angiospermen gegeben ist, deren terminale Tüpfel durchbrochen sind, während die Seitenwände gewöhnlich Hoftüpfel führen. Bei *Kraunhia* zeigen die Seitentüpfel der Siebgefässe den in Fig. 43, Taf. XV dargestellten Bau. So auch fand ich sie in den andern von mir untersuchten Angiospermen wieder. Von gewohnten Tüpfeln, die eine von Plasmaverbindungen durchsetzte Schliesshaut aufweisen, unterscheiden sich diese dadurch, dass ihre Schliesshaut, auch im ungequollenen Zustande, nur wenig der benachbarten Zell-

---

1) l. c., Ann. d. sc. nat. Botan. VII. sér., T. X, 1889, p. 193.

2) Zusammenstellung p. 320 und a. a. O.

3) l. c., p. 288.

wand an Dicke nachsteht, und dass ihre Plasmaverbindungen, von einem gewissen Entwickelungszustand an, in Callusfäden verwandelt werden. Sie sind alsdann mit Anilinblau zu färben und mit diesem leicht nachzuweisen, während die Sichtbarmachung unveränderter Plasmodesmen im nämlichen Präparat viel schwieriger ist und andere Hilfsmittel verlangt. Uebereinstimmend mit dem Verhalten, welches die Callusfäden in den Siebtüpfeln der Coniferen zeigen, sieht man diese Fäden auch hier an ihren Enden mit Callusknöpfchen abschliessen. Diese Knöpfchen nehmen weiterhin an Grösse zu, stossen seitlich aufeinander und durch weitere Ablagerung von Callussubstanz entstehen Calli, welche die Tüpfel decken (Fig. 44, Taf. XV). Die Calli der Seitentüpfel in den Siebgefässen der Angiospermen besitzen somit die nämliche Entwickelungsgeschichte wie bei Coniferen. Sie werden auch, wie dort, von der Hautschicht ausgeschieden, sodass sie sich auf deren Aussenseite befinden. Ihre Grösse ist meist nicht bedeutend und verschwinden sie demgemäss auch früher als die terminalen Calli der Siebplatten. Die Untersuchung ausser Thätigkeit gesetzter Siebgefässe giebt für die seitlichen Tüpfel, die sie führen, das Bild der Fig. 45, Taf. XV. Die Callusfäden sind aus dem Innern der Schliesshäute, ebenso wie die Calli von deren Oberfläche entfernt; zum Unterschied von den Coniferen hat aber eine gleichzeitige Lösung der die Callusfäden trennenden Verdickungsschichten der Schliesshaut nicht stattgefunden, sodass diese ihre frühere Dicke aufweist (Fig. 45, Taf. XV). Von ähnlichen medianen Knötchen, wie sie die Siebtüpfel der Coniferen in den Siebfeldern als Bild des primären Gitterwerks der Schliesshaut aufweisen, ist weder an Schnitten durch die functionirenden, noch durch die ausser Thätigkeit gesetzten Seitentüpfel der angiospermen Siebgefässe etwas zu bemerken. Ihre Seitentüpfel zeigen damit auch im entleerten Zustande an, dass sie von gewöhnlichen Tüpfelbildungen parenchymatischer Gewebe nur in secundären Eigenschaften abweichen. Fast alle jene Tüpfel, die wir beispielsweise in dem Mesophyll oder in dem Rindengewebe von *Viscum* antrafen, würden durch Verwandlung der Plasmodesmen ihrer Schliesshaut in Callussubstanz und durch gleichzeitige Verstärkung dieser Fäden zu ähnlichen Gebilden wie die Seitentüpfel der Siebgefässe der Angiospermen werden. In gewisser Beziehung ähnlich ist das Verhältniss, in welchem die Siebtüpfel der Siebröhren bei den Coniferen zu den Siebtüpfeln bestimmter Parenchyme stehen, jenen Tüpfeln nämlich,

deren Schliesshaut ebenfalls in Felder zerlegt sich zeigt. De Bary wollte seinerzeit den Vergleich dieser Siebtüpfel mit den Siebplatten der Siebröhren nicht gelten lassen [1], er trifft auch nur für jenen Bau zu, wie ihn die Siebröhrentüpfel der Gymnospermen aufweisen, und zwar mit der weiteren Einschränkung, dass die perforirenden Fäden von anderer Natur sind. In noch höherem Maasse dürften den Siebtüpfeln der Parenchyme die Siebplatten der Pteridophyten sich nähern. Denn nach Poirault [2]) sind die Verbindungsstränge in diesen Siebplatten noch feiner und verlangen zu ihrem Nachweis die für Plasmaverbindungen sonst benutzten Mittel. Ihre Aehnlichkeit mit anderweitigen Tüpfelbildungen bei den nämlichen Pflanzen sucht auch Poirault durch Gegenüberstellung von zwei Bildern zu erweisen: einer Siebröhre aus der Wurzel von *Ophioglossum vulgatum* und einer derselben Wurzel entnommenen Rindenzelle [3]).

Dass die Plasmodesmen der Reizübertragung dienen, wird allgemein angenommen, wenn es auch schwer fällt, experimentelle Beweise für diese Behauptung zu liefern. Für sie trat Pfeffer bereits im Jahre 1885 ein [4]): „Sicher werden“, so schrieb er in seiner die Contactreize behandelnden Arbeit, „öfters die Plasmaverbindungen der Zellen, gleichsam wie Nerven in höheren Thieren die Bahnen des Reizes sein, der bestimmte Actionen in benachbarten Zellen auslöst, und unmöglich ist es nicht, dass verschiedene Protoplasmafäden der Uebermittlung verschiedener Reize dienstbar sind.“ Pfeffer fügte damals aber auch schon hinzu, dass „gewiss manche Reize durch diosmotisch übertretende Stoffe übermittelt werden, und vielleicht auch dadurch, dass die Zellwand in Schwingungen geräth, welche in anstossenden Protoplasmakörpern ein Mittönen erzielen, das zur Reizung führt.“ Auch Haberlandt [5]) sah die Plasmafäden, welche im Pflanzenkörper die Mehrzahl der Protoplasten miteinander verbinden, für „eines der wichtigsten Mittel der Reizübertragung“ an, wenn er auch, gleich Pfeffer, ausserdem andere Mittel für diesen Vorgang noch in Betracht zog [6]).

1) Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, 1877, p. 124.

2) Recherches anatomiques sur les cryptogames vasculaires. Ann. d. sc. nat. Botan., VII. sér., T. XVIII, 1893, p. 139, 192.

3) l. c., p. 218, Fig. 29 und 30.

4) Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuch. aus dem Botan. Inst. zu Tübingen, Bd. I, Heft 4, 1885, p. 528.

5) Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., 1896, p. 49.

6) l. c., p. 483.

Von Oliver[1]) wurde versucht, den experimentellen Nachweis dafür zu liefern, dass es die Protoplasmaverbindungen seien, welche den Reiz von einem Narbenlappen zum andern bei *Mimulus* und *Martynia* fortleiten. In Wirklichkeit ging aus Oliver's Versuchen freilich nur hervor, dass bei diesem Vorgang das Gefässbündel nicht betheiligt sei. — Doch sind auch sonst in Organen, die auf Reize durch Bewegung reagiren, reichlich Plasmaverbindungen nachgewiesen worden[2]). Dabei darf man aber nicht vergessen, dass der gleiche Nachweis auch für alle sonstigen Gewebe des Pflanzenkörpers gelang. Auch stellte schon Gardiner[3]) fest, dass die obere Gelenkhälfte der Polster von *Mimosa pudica*, allem Anschein nach, die gleiche Zahl von Plasmaverbindungen wie die untere besitzt, während doch nur die letztere, nach Pfeffer[4]), reizempfänglich ist. — Daher es immerhin als willkommen gelten kann, wenn Arthur W. Hill neuerdings feststellt[5]), dass in den besonders reizempfindlichen Spitzen der Wurzeln die Plasmodesmen auffallend zahlreich vertreten sind. Auch soll ihre Vertheilung dort für einen regen Antheil an der Reizfortpflanzung sprechen.

Wollte man in der Reizübermittelung die einzige Aufgabe der Plasmaverbindungen erblicken, so müsste es unter anderem sehr auffallen, dass die Endospermzellen mit ganz besonders zahlreichen Plasmaverbindungen ausgestattet zu sein pflegen. An diese als Nahrungsspeicher dienenden Gewebe können doch schwerlich besonders hohe Ansprüche für Fortleitung von Reizen gestellt werden. Da liegt es weit näher, an eine Betheiligung der Plasmaverbindungen auch beim Stofftransport zu denken. Bei der Keimung von *Tamus communis* hat Gardiner Erscheinungen beobachtet, welche, so scheint es, direct darauf hinweisen, dass die zahlreichen Plasmafäden, von welchen die stark verdickten Endospermwände dort durchsetzt werden, der Leitung des Ferments dienen, das die Auflösung dieser Wände von den Mittellamellen aus einleiten soll.

---

1) Ueber Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1887, p. 162.

2) Vergl. Gardiner, On the continuity of the Protoplasm through the Walls of vegetable cells; Philosoph. Transact. of the Royal Society, Part. III, 1883, p. 830; auch Arb. des Botan. Inst. in Würzburg, Bd. III, Heft I, 1884, p. 62 ff., auch Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze, 1890, p. 24.

3) l. c., Phil. Transact., p. 833.

4) Pflanzenphysiol., I. Aufl., 1881, Bd. II, p. 236.

5) Philos. Transact., Vol. 149, 1901, p. 103.

Ich führe die betreffende Stelle aus Gardiner im Wortlaut an[1]: „Bei der Keimung scheint das Ferment zunächst durch Vermittelung bestimmter Plasmafäden in die Wandung eingeführt zu werden, ist es dort aber angelangt, so greift seine lösende Wirkung unabhängig von jenen Plasmafäden weiter um sich, und zeigt sich um so wirksamer, je mehr es sich der schleimigen, weniger widerstandsfähigen Mittellamelle nähert. Man sieht in einer gegebenen Wandung gleichzeitig mehrere Actionscentren der eindringenden Substanz sich ausbilden und in jedem dieser Centren nehmen die ergriffenen Bezirke die Gestalt kleiner Kegel an, deren Scheitel nach dem Zellinnern gerichtet ist. Da die Wirkung des Ferments sich in angrenzenden Zellen übereinstimmend geltend macht, wird die gemeinsame Wandung von beiden Seiten angegriffen, sodass die sich bildenden Kegel mit ihrer Basis aufeinander stossen. Auf diesem Stadium gelingt es mit Hilfe entsprechender Färbung, die Fäden sichtbar zu machen, die durch den desorganisirten Schleim hindurchscheinen. In dem Maasse, als die lösende Wirkung des Fermentes um sich greift, dehnen sich die Grenzen gewisser Bezirke immer weiter aus und vereinigen sich schliesslich, um die ganze Wandung zu umfassen. Bei der Desorganisation der Wandung tritt deutliche Schichtung in ihr hervor. Die Wirkungssphäre des Ferments ist in einer belehrenden Weise eingeschränkt und reicht kaum über die unmittelbare Nachbarschaft des absorbirenden Fusses des jungen Keimes hinaus.“ In seinem soeben publicirten Aufsatze über den „Dimorphismus der Plasmaverbindungen“ [2]) spricht auch Kohl, augenscheinlich ohne die älteren Angaben von Gardiner zu kennen, die Ansicht aus, dass das „verzweigte System von Plasmafäden“, von welchen die „dicken Cellulosemembranen der Endospermzellen“ durchsetzt sind, wohl dazu dienen könnte, „den Zellhautenzymen möglichst zahlreiche Angriffspunkte, oder besser ausgedehntere Angriffsflächen zu bieten“. „Ob die Art und Weise der Umsetzung resp. Verflüssigung der Reservecellulose, die Corrosionserscheinungen an derselben, solche Auffassung unterstützen, bleibt noch zu untersuchen“. „Aus der vorliegenden Literatur“, fügt Kohl hinzu, „lässt sich in dieser Angelegenheit nicht viel ersehen“, weshalb er selbst „dahingehende Untersuchungen am Endosperm passender keimender Samen eingeleitet habe“. Wie

1) Proceedings of the Royal Soc. of London, Vol. LXII, 1898, p. 106.

2) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1900, p. 369.

wir eben sahen, liegt in dieser Beziehung schon ein nennenswerther Beitrag von Gardiner vor, welchen letzterer in seiner Tragweite freilich selbst abzuschwächen sucht, wenn er am Schlusse seiner diesbezüglichen Angaben bemerkt[1]: „Die Art, wie die Wandung unter dem corrosiven Einfluss des Fermentes schwindet und das Fortschreiten der Wirkung, das so geringe Beziehungen zu den Fäden zeigt, scheinen darauf hinzuweisen, dass die Structur der Endospermzellen mehr der Fortleitung von Impulsen und dem Nahrungsersatze diene, als den Bedürfnissen der Keimung.“ Aus der Gardiner'schen Schilderung und aus seiner Abbildung war ich meinerseits geneigt, zu schliessen, dass die Plasmaverbindungen in den Endospermzellen von *Tamus* vor allem für die Enzymleitung verwendet werden. Ich suchte dann aus eigener Anschauung mir ein Urtheil zu bilden und fand meine Annahme durch das Ergebniss der Untersuchung bestätigt. Wenn die Keimpflanze ihr erstes Blatt über den Boden entsandt hatte und ihr knolliges Rhizom zu bilden begann, sind die inneren Theile des Endosperms im Samen mehr oder weniger ausgesogen. Sie fühlen sich dann schwammig an und lassen sich nur noch schlecht in dünne Schnitte zerlegen. Nach entsprechender Fixirung Quellung und Färbung, wofür sich Jodlösungen-Schwefelsäure-Pyoktanin am besten bewährten, waren in den Schnitten, von aussen nach innen, alle Stadien der Wandlösung aufzufinden. Die Bilder glichen im wesentlichen der von Gardiner dargestellten Figur. Die Lösung ging augenscheinlich von den Plasmodesmen aus, wodurch die von ihnen durchsetzten Kanäle erweitert wurden. Diese Erweiterung schritt von den Mittellamellen gegen die Zelllumina vor und der Inhalt des erweiterten Kanals nahm die Pyoktaninfärbung an. Der Durchmesser solcher Kanäle schwankte nicht unbedeutend, schliesslich gelangten sie zu mehr oder weniger vollkommener seitlicher Verschmelzung, worauf die Färbbarkeit der von ihm eingenommenen Membrantheile wieder abnahm und letztere allmählich zusammensanken. Zugleich schwand der Inhalt der betreffenden Endospermzellen. Nach dieser Feststellung bei *Tamus* lag die Aufgabe nahe, ein anderes entsprechend verdicktes Endosperm zu untersuchen, für welches solitäre Plasmodesmen nicht angegeben werden. Ich wandte mich demgemäss an *Phoenix*[2]),

1) l. c., p. 107.

2) Vergl. Tangl, Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1879—81, Bd. XII, p. 184.



von welcher in unserem Garten Keimpflanzen in erwünschter Weise auch gerade zur Verfügung standen. Die untersuchte Art war als *Phoenix reclinata* bezeichnet. Die Zellen ihrer Endosperme weisen denselben Bau wie bei *Phoenix dactylifera* auf und zeigten nach entsprechender Fixirung, Quellung und Färbung auch unschwer die Plasmodesmen innerhalb der Schliesshäute ihrer Tüpfel. In der übrigen Wandung liessen sich Plasmodesmen nicht nachweisen, ungeachtet alle möglichen Fixirungs- und Färbungsmittel durchprobirt wurden. Die Plasmodesmen in den Schliesshäuten verliefen ganz ähnlich wie in jenen von *Phytelephas*, nur dass sie viel dünner und kürzer waren. Es war das verkleinerte Bild der in den Tüpfeln von *Phytelephas* gegebenen Verhältnisse. Das in Lösung befindliche Endosperm der gekeimten Samen stellte sich ganz anders als jenes von *Tamus* dar. Die Wände nahmen in ihrer ganzen Dicke die Pyoktaninfärbung an und zeigten sich dabei weiss gefleckt. Es war, als sei die blaue Masse von hellen Vacuolen verschiedener Grösse durchsetzt. An jenen hellen Stellen wird der Farbstoff eben nicht mehr zurückgehalten und das steigert sich bis zu dem Augenblick, wo die ganze Wandung in dem Präparat ungefärbt und collabirt erscheint. Der Inhalt solcher Zellen ist dementsprechend auf Reste reducirt. — Die hier geschilderten Beobachtungen bekräftigen mich in der Annahme, dass die solitären Plasmodesmen, welche die ganze Dicke der Wände durchsetzen, in solchen Endospermen, wo sie vorhanden sind, bei der Enzymeinführung in die Wand Verwendung finden. Sonst wäre das abweichende Verhalten von *Phoenix* schwer zu erklären. Doch gebe ich zu, dass die Beobachtungen über eine grössere Anzahl von Fällen sich erstrecken müssten, um eine Verallgemeinerung zuzulassen. Hinzufügen möchte ich noch, dass ich ganz ähnliche Bilder, wie sie die Samen von *Tamus* bei der Keimung bieten, in den Rindenzellen verhältnissmässig alter Stammtheile von *Viscum* einmal zu sehen bekam. Ich habe in Fig. 60, Taf. XV eine diesbezügliche Stelle zur Darstellung gebracht. Man konnte des Eindruckes sich nicht erwehren, dass auch hier, in den verhältnissmässig dicken Zellwänden, Lösungsvorgänge von den Plasmafäden aus eingeleitet worden seien. — Vom Standpunkt der Stoffleitungsannahme mag es denn auch erklärlich erscheinen, dass die Zellwände der Kleberschicht der Gramineen von zahlreichen Plasmodesmen durchsetzt sind[1]).

---

1) **Tangl**, Studien über das Endosperm einiger Gramineen. Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss., I. Abth. 1885, p. 74; **Haberlandt**, Physiolog. Pflanzenanat., II. Aufl. 1895, p. 49, Fig. B.



Tangl schildert Plasmodesmen auch zwischen den stärkeführenden Zellen des Endosperms der Gramineen. Ihr Nachweis ist dort weit schwieriger, und Tangl[1]) möchte daraus schliessen, dass sie stofflich verschieden von den Plasmodesmen der Kleberschicht seien. Vielleicht mag aber diese Verschiedenheit des Verhaltens nur durch die Verschiedenheit der Stoffe, die in beiden Fällen geleitet werden, bedingt sein.

Falls die solitären Plasmodesmen in den Zellwänden des Endosperms von *Tamus* und anderer ähnlich ausgestatteter Endosperme der Enzymleitung dienen, so ist dadurch ihre gleichmässige Vertheilung innerhalb dieser Zellwände, deren Lösung sie fördern sollen, ohne weiteres einleuchtend. Sonst wäre es vortheilhafter, die Plasmodesmen auch in solchen Endospermen auf die dünnsten Stellen der Trennungswände, somit auf die Schliesshäute zu beschränken. Belehrend ist in dieser Beziehung das Verhalten jener, sowohl von Gardiner[2]) wie von Kohl[3]) geschilderter Palmen-Endosperme, welche in dem inneren Theil ihres Gewebes solitäre, die ganze Dicke der Wand durchsetzende Plasmodesmen führen, ungeachtet sie dort auch Tüpfel besitzen, deren Schliesshäute ebenfalls von Plasmodesmen durchsetzt sind. Also muss es auch in jenen inneren Zellen des Endosperms Vortheil bringen, die Wandungen gleichmässig mit solitären Plasmodesmen auszustatten.

Aus der Art des Anschlusses der eiweissführenden Markstrahlzellen der Abietineen an die Siebröhren lässt sich ebenfalls mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit folgern, dass selbst sehr dünne Plasmafäden dem Stofftransport dienen können. Denn eine andere Aufgabe kann doch schlechterdings jenen Plasmafäden nicht zufallen, die in der Wandung der eiweissführenden Markstrahlzellen die Callusfäden der Siebröhrenwandungen fortsetzen. Innerhalb der Siebröhrenwandung zeigen die Callusfäden durch ihre specifische Ausbildung und Farbenreaction an, dass ihnen keine andere Function als den Callusfäden in den terminalen Siebplatten zukommen kann. Es ist somit anzunehmen, dass sie den unveränderten Plasmodesmen, durch die sie in der Markstrahlzellwandung fortgesetzt werden, die Inhaltstoffe der Siebröhre zuleiten.

1) l. c., p. 83.
2) Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, Bd. III, 1884, p. 86.
3) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1900, p. 365.

In jenen dünnen Plasmafäden, die sich ganz wie Plasmodesmen verhalten, müssen somit die angeführten Stoffe weiter befördert werden. Dass sie diesen Weg einschlagen, um in das Innere der Markstrahlzellen zu gelangen, geht wohl aus dem Umstande hervor, dass die Siebröhren hier eben nur nach diesen eiweissführenden Markstrahlzellen hin Callusfäden entsenden, und dass weiterhin diese Markstrahlzellen zugleich mit den Siebröhren obliteriren. Im Sinne der Stoffleitung auch für Plasmodesmen liessen sich jene Siebtüpfel verwerthen, durch welche die Siebgefässglieder seitlich zusammenhängen. Denn ihre Fäden reagiren zwar auf Callussubstanz, sind aber kaum dicker als sonst Plasmodesmen, beweisen somit, dass diese geringe Dicke kein Hinderniss für Stofftransport bildet. An dieser Stelle wäre nunmehr auch auf die wichtigen Ergebnisse hinzuweisen, zu welchen H. T. Brown und F. Escombe[1]) über die Diffusion von Gasen und Flüssigkeiten durch feine Oeffnungen in dünnen Scheidewänden gelangt sind. Sie zeigten, dass die Diffusion durch solche Oeffnungen nicht von der Fläche des Querschnittes der Oeffnung, sondern von seinem linearen Durchmesser abhängt, und dass bei einem bestimmten Durchmesser und Abstand der Oeffnungen die Diffusion durch solche Scheidewände sich ebenso rasch wie beim Fehlen jeglicher Scheidewand vollzieht. Die Oeffnungen dürfen sich gegenseitig in ihrer Wirkung nicht beeinflussen, was dann zutrifft, wenn ihr Abstand wenigstens gleich ihrem zehnfachen Durchmesser ist. So findet ein vollkommener Gasaustausch durch eine Scheidewand statt, ungeachtet ihre Poren nur wenige Procente der Oberfläche ausmachen[2]). Daher H. T. Brown und F. Escombe darauf hinweisen[3]), es könnten auch die feinen Perforationen der Tüpfel, die von Plasmaverbindungen durchsetzt sind, die Diffusion erleichtern. Trotz des geringen Durchmessers dieser Poren liesse sich eine solche Vertheilung für sie berechnen, bei der ihre Wirksamkeit einer vollen Resorption der Tüpfel-Schliesshaut gleichkomme.

Andererseits hatte Noll früher Bedenken, den Plasmaverbindungen eine ausgiebige Bedeutung für den Stofftransport zu-

---

1) Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. Philosoph. Transactions of the Royal Society, London, Ser. B., Bd. 192, 1900, p. 223.

2) l. c., p. 278.

3) l. c., p. 280, 281.



zuschreiben[1]). Die Tangl'schen Poren seien, so meinte er, zudem so enorm eng, ... dass, wenn auch physikalisch, trotz der enormen Molekularkräfte solcher Capillaren eine Bewegung der colloidalen Substanz durch sie möglich wäre, die Ausgiebigkeit des Stofftransportes durch ganze Zellreihen hindurch eine verschwindend kleine sein müsste. An diesem Standpunkt hält mein College Noll, wie er mir mitzutheilen gestattet, nicht mehr fest. Denn es liesse sich denken, dass die Plasmaverbindungen als lebendige Elemente in den Stofftransport eingreifen, womit für die Beurtheilung des Vorgangs ganz andere Gesichtspunkte massgebend werden.

Aus den H. T. Brown'schen und Escombe'schen Befunden über das Verhalten fein perforirter Membranen bei Diffusionsvorgängen könnte man jetzt auch entnehmen, dass die gegebene Vertheilung der Plasmodesmen in den Schliesshäuten besonders geeignet sei, ihnen ihr actives Eingreifen in die Vorgänge des Stoffaustausches zu erleichtern. Das würde auch dann der Fall sein, wenn, wie ich unbedingt annehmen muss, ihre Substanz selbst sich nicht in Strömung befindet. Im grossen und ganzen schwankt der seitliche Abstand der Plasmodesmen in Schliesshäuten innerhalb nur enger Grenzen und auch für ihn dürfte meist zutreffen, dass er ein solcher ist, bei welchen sich die einzelnen Fäden in ihrer Wirkung nicht mehr beeinträchtigen.

Dass die Plasmaverbindungen nicht nur der Reizverkettung dienen, sondern auch zum Stofftransport benutzt werden können, „ja dass sie in concreten Fällen diesem Zwecke vorwiegend oder gar ausschliesslich dienstbar gemacht werden", nimmt auch Pfeffer[2]) in der zweiten Auflage seiner Pflanzenphysiologie an. Pfeffer fügt hinzu, er habe dabei „speciell den Transport von Nährmaterialien, Secreten u. s. w. im Auge, denn bei Beförderung von lebendiger Substanz oder von besonderen Reizstoffen arbeiten diese Verbindungsfäden eben im Dienste der Reizverkettungen". Pfeffer hebt weiter hervor, dass zur Erreichung einer genügend schnellen Wanderung diese Plasmaverbindungen nicht unbedingt nöthig seien. Denn thatsächlich hätten sie mit der Zufuhr der Nährstoffe, sowie mit der Abfuhr der Stoffwechselproducte nach aussen nichts zu

1) Beitrag zur Kenntniss der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, Bd. III, Heft 4, 1888, p. 531.

2) Bd. I, 1897, p. 97.



thun, sodass ohne sie die Ausscheidung und die Aufnahme in zureichender Weise möglich sei. So finde beim Keimen von *Zea Mays* sogar eine verhältnissmässig schnelle Ueberführung der mobilisirten Reservestoffe in das nur anliegende Schildchen statt. Daher sei es klar, dass auch eine Wanderung von Zelle zu Zelle im Innern von Geweben „die Stoffe so schnell und so weit befördern kann, als dies bei solcher wiederholter Wanderung durch Scheidewände in der Pflanze gebräuchlich ist.“ Ein diosmotischer Uebergang vermag, nach Pfeffer, nicht nur den Ansprüchen zu genügen, sondern er wird auch thatsächlich in der Stoffwanderung benutzt, in der aber doch die Plasmaverbindungen eine Rolle spielen können.

Man kann diesen Ausführungen Pfeffer's nur beipflichten. Auch mir erscheint es, auf Grund der bisherigen Erfahrungen, wahrscheinlich, dass die Plasmaverbindungen nur in bestimmt begrenzter Weise in die Vorgänge des Stofftransportes eingreifen, vor allem dort, wo es gilt, diesen durch vitale Thätigkeit zu reguliren. Unter Umständen freilich fällt den Plasmodesmen auch eine solche Aufgabe zu, wie sie uns bei der Lösung der stark verdickten Zellwände von Endospermen entgegentrat. Von besonderem Interesse ist jedenfalls der von Czapek geführte Nachweis, dass im Siebtheil der Angiospermen Plasmolysirung mittels Kalisalpeter oder Zuckerlösung die Fortleitung der Assimilate nicht beeinträchtigt[1]). Wie wir später erfahren sollen, werden bei Plasmolyse die Plasmaverbindungen der Zellen eingezogen. Somit würde die Bewegung der Assimilate im Siebtheil, völlig durchgeführte Plasmolyse vorausgesetzt, auch ohne Hülfe der Plasmaverbindungen möglich sein. Freilich hätte man aus demselben Versuche zu folgern, dass auch unabhängig von osmotisch erzeugten Druckkräften eine Translocation organischer Baustoffe stattfinden könne.

Pfeffer[2]) hebt treffend hervor, dass: allgemeine physiologische Erwägungen für Erzielung und Unterhaltung des harmonischen Zusammenwirkens, kurz gesagt, der Reizverkettung, eine Continuität der lebendigen Substanz so nothwendig erscheinen lassen, dass man diese fordern müsste, wenn sie nicht schon entdeckt wäre. — Aus Untersuchungen, die Ch. O. Townsend[3]) im Leipziger botanischen

---

1) Zur Physiologie des Leptoms der Angiospermen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1897, p. 128.

2) Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 97.

3) Der Einfluss des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 484.

Institut ausführte, ergab sich, dass zur Zellhautbildung um isolirte Cytoplasmamassen das Vorhandensein eines Zellkerns in dieser Masse, oder lebendige Verbindung mit andern kernhaltigen Cytoplasmamassen nothwendig sei. Durch innige Berührung einer kernfreien Cytoplasmamasse mit einer kernhaltigen erlangt erstere die Fähigkeit der Zellhautbildung nicht, hierzu ist lebendige Continuität nothwendig. Für diese genügt aber ein äusserst feiner Cytoplasmafaden, der beide Cytoplasmamassen vereinigt. Ja, es zeigte sich, dass diese Vereinigung auf Plasmaverbindungen innerhalb der Zellwandung beschränkt sein kann, und dass eine kernfreie Cytoplasmamasse in der einen Zelle Zellhaut zu bilden vermag, wenn an irgend einer Stelle ihre Verbindung durch Plasmodesmen mit dem kernhaltigen Protoplasten einer Nachbarzelle erhalten blieb. In seinem Referat über die Townsend'sche Arbeit[1]) bezeichnet Pfeffer dies als sicheren Beweis einer Reizübertragung durch plasmatische Wandfäden; für eine bestimmte Partialfunction, fügt er hinzu, wäre damit eine klare und unzweideutige Demonstration dieser ihrer Verrichtung gelungen. Meine auf dem Gebiete der Kern- und Zelltheilung gesammelten Erfahrungen drängten mir die Ueberzeugung auf, dass die Hautschichtbildung am Protoplasten zu bestimmten Inhaltstoffen des Kerns, im besonderen zur Nucleolarsubstanz, in Beziehung stehe; damit wären auch Anknüpfungspunkte für den Einfluss dieser Substanz auf die Zellhautbildung geschaffen. Es könnte sich somit in den von Townsend ermittelten Fällen um eine Uebertragung von Nucleolarsubstanz durch die Plasmaverbindungen der Wand handeln. Damit brauchte man noch nicht der Pfeffer'schen Auffassung, dass es sich um Reizübermittelung bei diesem Vorgang handle, entgegentreten, da man sich Pfeffer in der Erklärung anschliessen kann, dass bei Beförderung von besonderen Reizstoffen die Verbindungsfäden eben im Dienste der Reizverkettung arbeiten[2]). Pfeffer ist aber in diesem besonderen Falle der Meinung[3]), dass es sich nicht um materielle Theile handle, die durch die Verbindungsfäden hinüberwandern, da auch keine Zellhautbildung eintrete, wenn man die Plasmafäden thunlichst lange bestehen lässt und erst einige Zeit vor dem Termine durchschneidet, an welchem erfahrungsgemäss

1) Ber. d. math. physical. Classe der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig, Stz. vom 7. Dec. 1896, p. 507.

2) Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 97.

3) Ber. p. 509.

der Beginn der Zellhautbildung sich feststellen lässt. Es ist nicht zu leugnen, dass dieser Versuch zu Gunsten der Pfeffer'schen Auffassung spricht. Dann muss man aber auch weiter mit Pfeffer schliessen, „dass es zur Production der Zellhaut der continuirlichen Uebermittelung und Mitwirkung von bestimmten Bewegungs- und Schwingungszuständen bedarf, welche vom Zellkern ausstrahlen oder vielmehr aus dem Zusammenwirken von Zellkern und Cytoplasma ihren Ursprung ableiten". Dabei betont Pfeffer nochmals, dass er mit dem obigen nicht behaupten wolle, „dass die Plasmafäden ihre einzige Aufgabe in der Uebermittelung von Reizen finden. Denn abgesehen davon, dass es sich schon bei gewissen Reizübertragungen fraglos um die Ueberführung materieller Körper dreht, werden die Plasmafäden unter Umständen wohl auch als Transportwege für Nährstoffe dienstbar gemacht sein". Bei Townsend findet sich der Versuch, auf den Pfeffer seinen Schluss begründet, dass es sich nicht um die Uebertragung materieller Theilchen für die Zellhautbildung von kernhaltigen auf kernfreie Plasmamassen handeln könne, folgendermassen beschrieben [1]: „Nachdem an verschiedenem Material das Minimum der Zeit bis zur beginnenden Zellhautbildung constatirt war, wurden die Präparate etwa 30 Minuten oder kürzere Zeit vor beginnender Zellhautbildung der feuchten Kammer entnommen, die verbindenden Fäden hierauf zerstört und die so isolirten Portionen von Zeit zu Zeit untersucht. In keinem Falle konnte unter diesen Umständen an den kernfreien Plasmaportionen eine Hautbildung entdeckt werden." Townsend selbst bleibt aber in seinen Schlussfolgerungen weniger bestimmt als Pfeffer, denn er schreibt gegen Schluss seiner Arbeit [2]: „In welcher Weise der zellhautbildende Einfluss ausgeübt wird, ob in einer Energieform oder durch materiellen Austausch, lässt sich zur Zeit nicht präcisiren."

Noll sprach es bereits aus [3], dass die feinen Plasmastränge zwischen den Zellen ausschliesslich aus Hautschichten bestehen. „Bringt man nämlich", so giebt er an, „eine langgestreckte Zelle zur plasmolytischen Contraction, so trennt sich der anfangs einzige Plasmaschlauch durch Einschnürung in zwei oder mehrere Theile. Diese Theile stehen kurz vor ihrer Trennung noch durch dünne

---

1) l. c., p. 503.

2) l. c., p. 506.

3) Naturwiss. Rundschau 1888, p. 60.

Fäden in Verbindung, und diese Fäden bestehen — was eine physikalische Nothwendigkeit ist — zuletzt nur aus der dichteren Substanz der Hautschicht. Ist die Hautschicht von Zellen, die mittelst Tangl'scher Linien in Verbindung stehen, nur einigermassen mächtig entwickelt, so werden auch ihre Verbindungen ausschliesslich oder doch vorzugsweise aus Hautschichten bestehen müssen."

Gegen diese Schlussfolgerung liessen sich einige Einwände erheben, seitdem wahrscheinlich gemacht ist, dass die Hautschicht nicht einfach als dichtere Partie einer gemeinsamen Grundsubstanz des Cytoplasma, sondern als besonderer Bestandtheil dieses Cytoplasma, als Kinoplasma[1]), zu gelten habe. Es könnte daher sehr wohl bei den Durchschnürungen der Protoplasten, die unter Umständen während der plasmolytischen Contraction erfolgen, die Hautschicht durchbrochen, und die ausgesponnenen Fäden aus der Grundsubstanz des Trophoplasma gebildet werden. Ebenso liesse sich denken, dass die Grundsubstanz des Trophoplasma die Hautschichten der Protoplasten durchbreche, um die Verbindung zwischen den benachbarten Zellkörpern herzustellen. Jedenfalls galt es jetzt. den directen Nachweis zu erbringen, dass es sich um Hautschichtsubstanz bei den Plasmodesmen handle, und ich glaube, diesen Nachweis im Laufe dieser Untersuchung auch schon mehr oder weniger vollständig geliefert zu haben.

Ueber die Dicke der kinoplasmatischen Hautschicht der Protoplasten geben die Zelltheilungsvorgänge einen bestimmten Aufschluss. Bei der Anlage dieser Hautschicht in den Verbindungsfäden der Kerntheilungsfiguren tritt sie als solche scharf begrenzt hervor. Doch auch an älteren Pflanzenzellen habe ich ihren Durchmesser zu bestimmen gesucht[2]). Auch aus solchen Bestimmungen geht hervor, dass die dünnen Plasmaverbindungen, wie sie als Plasmodesmen uns gewohnter Weise zwischen den Zellen entgegen treten, die Dicke der Hautschicht in ihrem Durchmesser nicht überschreiten. Zugleich wurde festgestellt, dass die Hautschicht direct in die Plasmodesmen übergeht und dass letztere in ihrem Verhalten mit der Hautschicht übereinstimmen. — Anders dort, wo, wie an den Enden der Siebgefässglieder, die Protoplasten durch Stränge verbunden erscheinen, die von Schleimpfropfen durchsetzt sind. Demgemäss wächst dort auch der Durchmesser dieser Verbindungs-

1) Die pflanzlichen Zellhäute, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 520.
2) l. c., p. 522 ff.



stränge. Sie dienen dann auch speciellen Aufgaben und gestatten eine Massenbewegung von Substanzen, die, meiner Ansicht nach, innerhalb der von den Plasmodesmen angefüllten Kanäle nicht stattfindet. Ich halte die Plasmodesmen vielmehr für Fortsätze der Hautschicht, welche die Structur mit ihr theilen und ebensowenig wie sie an den Strömungen des Cytoplasma betheiligt sind. Hingegen ist wohl anzunehmen, dass auch die dünnen Callusfäden, durch welche die Siebgefässglieder der Angiospermen seitlich communiciren, und welche allein die Siebröhrenglieder der Gymnospermen, wohl auch der Pteridophyten, verbinden, einen directen Substanzübertritt gestatten. Da mag durch Verbrauch veranlasste Druckverminderung eine Bewegung nach den Orten des geringeren Druckes veranlassen.

Dass Peptone, Eiweissstoffe und die ihnen anzuschliessenden Enzyme, sowie auch flüssige Fette, von aussen, also ohne Vermittelung der Plasmodesmen, in lebendige Zellen eindringen oder in gleicher Weise aus ihnen heraustreten können, ist andererseits durch mannigfache Versuche festgestellt[1]). Selbst also auch in den Transport solcher Stoffe dürften somit die Plasmodesmen nur eingreifen, so weit als die Oekonomie der Pflanze das Eingreifen der lebendigen Substanz in diese Vorgänge verlangt.

Pfeffer äussert sich dahin, dass die Stoffwanderung von Zelle zu Zelle auch im Innern von Geweben ohne Vermittelung von Plasmaverbindungen so schnell und soweit stattfinden kann, als es in der Pflanze gebräuchlich ist. „Denn es ist", so schreibt er, „wohl zu beachten, dass bei der Speicherungsthätigkeit jeder einzelnen Zelle die Energiepotentiale local erhalten werden und dass demgemäss die Länge der Zellkette, speciell für die Schnelligkeit des Ueberganges von einer Zelle zur angrenzenden Zelle, an sich ohne Belang ist" [2]). Dieser letzte Gesichtspunkt habe, meint Pfeffer[3]), bei de Vries[4]) nicht die hinlängliche Berücksichtigung gefunden, als er in den Vordergrund seiner Betrachtung stellte, dass die Diffusionsgeschwindigkeit selbst schnell diffundirender Stoffe, wie Rohrzucker und Kochsalz, in keiner Weise ausreicht, um die Schnelligkeit des

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. I, p. 81, 85; dort auch die Literatur.

2) Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. I, p. 97.

3) l. c., p. 602.

4) Ueber die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze, Botan. Ztg. 1885, Sp. 1 ff.

Stofftransportes im Bereiche der lebenden Zellen der Pflanzen zu erklären. — Es braucht in der That ein Milligramm Kochsalz nicht weniger als 319 Tage, um sich aus einer zehnprocentigen Lösung durch Diffusion in Wasser über die Länge eines Meters zu bewegen. Dieselbe Quantität Rohrzucker würde erst in zwei Jahren und sieben Monaten, und ein Milligramm Eiweiss sogar erst in vierzehn Jahren diesen Weg zurücklegen. — Doch in der lebenden Pflanze greift eben die Speicherungsthätigkeit der Zellen mit ihren Energiepotentialen dauernd in den Vorgang ein und bestimmt die Schnelligkeit und die Richtung der Stoffwanderung. Der Protoplasmaströmung in den Zellen, die de Vries mit dem Stofftransport in der Pflanze betraute, soll, nach Pfeffer, vor allem nur die Aufgabe zufallen, für eine schnelle Verbreitung der Stoffe innerhalb der einzelnen Zellen zu sorgen[1]). Hauptsächlich wohl, so meine ich, liesse sich das für die Rotationsströmung annehmen, während die Circulationsströmung auch noch besondere Aufgaben könnte zu erfüllen haben. Dass die Protoplasmaströmung nicht unbedingt als solche zum Stofftransport gehört, beweisen in der That die zahlreichen Fälle, wo sie in leitenden Geweben sich nicht nachweisen lässt, somit entweder nur äusserst langsam stattfindet, oder überhaupt nicht vorhanden ist. Ich hatte seiner Zeit[2]) in den Geweben wachsender Stengel von *Zea Mays* die Vertheilung der Protoplasmaströmung aufeinander folgender Internodien zu bestimmen gesucht. Ich fand, dass sie erst in Zellen bestimmter Grösse, die einen Saftraum auszubilden beginnen, sich einstellt. Als erstes wies in einem bestimmten Falle lebhafte Protoplasmaströmung ein 5 cm hohes, somit durchaus unfertiges Internodium auf, dem das oberste der bereits fertiggestellten Blätter angehörte. Die Strömung war in den ganz jungen, noch mit grossem Zellkern versehenen Siebröhrengliedern nachzuweisen, schwächere Bewegung gleichzeitig in den Geleitzellen, sehr kräftige wiederum in den die Anlage der grossen Gefässe bildenden Zellen, nur sehr schwache in den die Gefässanlagen und den Intercellulargang umgebenden Zellen des Vasalparenchyms und der Scheide. Das weitlumige Grundgewebe

1) l. c., p. 603; auch Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, 1892, p. 173, und diesem entgegen: Kienitz-Gerloff, Die Protoplasmaverbindungen etc., Botan. Ztg. 1891, Sp. 55 ff. und Protoplasmaströmung und Stoffwanderung in der Pflanze, Botan. Ztg, Originalabh. 1893, p. 36.

2) Ueber den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen, 1891, p. 361.

wies weder in diesem, noch in tieferen Internodien etwas von einer Plasmaströmung auf. In dem nächst tieferen, 14 cm hohen Internodium derselben Pflanze, auf die sich die vorhergegangenen Angaben bezogen, hatten die Siebgefässe ihre Zellkerne bereits eingebüsst, ihr Protoplasma zeigte sich auf einen dünnen Wandbelag beschränkt. Von Plasmaströmung in diesem und in noch älteren Siebgefässen war nicht mehr die Spur zu erkennen. In den Geleitzellen hingegen herrschte lebhafte Strömung, so auch in den Vasalparenchymzellen um den Intercellulargang, in den Zellen an der Grenze von Gefässtheil und Siebtheil und den Elementen der Scheide. Das tiefer gelegene, folgende, 22 cm hohe Internodium zeigte noch lebhafte Rotation in den Geleitzellen und dem Vasalparenchym um den Intercellulargang, und schwache Circulation in den netzförmig verdickten, die grossen Gefässe umgebenden Vasalparenchymzellen. Weiter nach abwärts nahm die Lebhaftigkeit der Strömung in den Internodien stetig ab, um alsbald ganz schwach zu werden. Dieses Verhalten liess sich übereinstimmend für alle Internodien constatiren, sobald sie zu altern begannen. In einzelnen Elementen des Gefäss- und Siebtheils konnte aber äusserst schwache Strömung bis in den Herbst hinein verfolgt werden, das heisst bis zu dem Augenblick, wo die Pflanze abzusterben anfing. Die Lebhaftigkeit der Strömung nahm in den Präparaten nach Beginn der Beobachtung, die in Zuckerlösung vorgenommen wurde, zu und hatte eine halbe Stunde später ihren Höhepunkt erreicht. Es lag also die inzwischen erst eingehender bekannt gewordene Wirkung des Wundreizes vor[1]); andererseits war aber doch aus der Art der Vertheilung der Strömung auf die verschieden alten Internodien und aus ihrer vornehmlichen Bethätigung in den Leitungsbahnen ein Rückschluss auf den normalen Zustand, auf das, was jetzt als primäre Plasmaströmung[2]) bezeichnet wird, zu ziehen. Das Fehlen der Protoplasmaströmung in fertigen Siebgefässen liess sich daraus erklären, dass in diesen Druckdifferenzen, allem Anschein nach, den Transport befördern. Die lebhafte Protoplasmaströmung in den Geleitzellen, die bestimmt nicht der Leitung auf Entfernung dienen, könnte nur im Sinne der Förderung der Mischung und einer fortdauernden Vorbeiführung der den Sieb-

1) Vergl. die Literatur hierzu in Kienitz-Gerloff's Aufsatz, Protoplasmaströmung und Stoffwanderung in der Pflanze, Botan. Ztg., Originalabh. 1893, p. 36.

2) Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, 1892, p. 199 u. a.



röhren entnommenen Stoffe an den Nachbarzellen verwerthet werden. Wie dem auch sei, ich wollte an diese meine älteren Angaben hier erinnern, weil sie ein unter gleichen Beobachtungsbedingungen gewonnenes Bild der Vertheilung von Protoplasmaströmungen innerhalb einer ganzen, in Entwickelung begriffenen Pflanze liefern und damit einigermassen zutreffende Anknüpfungspunkte für die Beurtheilung ihrer Bedeutung abgeben. Vor allem ist wohl klar, dass es nicht der Wundreiz allein sein konnte, der in diesem Falle das verschiedene Verhalten der Zellen und Gewebe je nach ihrer Art und ihrem Alter bestimmen konnte, es liegt vielmehr nahe, Aufgaben der Stoffbeförderung mit diesen Verschiedenheiten in Verbindung zu bringen. — Durch die Protoplasmaströmung werden fortdauernd bestimmte Inhaltsstoffe der einen Zelle an den Wänden der anderen Zellen vorbeigeführt und können dadurch schon die diosmotische Beförderung durch diese fördern und damit beschleunigen. Noch mehr wird das bei entsprechender Betheiligung der Plasmodesmen der Fall sein, die so in die Lage versetzt werden, dem vorbeieilenden Strom nach Bedarf Stoffe zu entziehen, ähnlich wie es eine Wasserpflanze für die Nährsalze aus dem an ihr vorbeifliessenden Wasser thut. Innerhalb solcher Grenzen scheint mir die de Vries'sche Vorstellung, dass die Protoplasmaströmung in den Stofftransport eingreife, immerhin berechtigt zu sein.

Dass es den Circulationsströmungen des Protoplasmas im Gegensatz zu einfacher Rotation unter Umständen obliegt, bestimmte Substanzen nach den Verbrauchsorten innerhalb der nämlichen Zelle zu befördern, lehrten mich schon vor Jahren meine Beobachtungen an *Spirogyra*[1]). Da sah ich während der Zelltheilung mit winzigen Stärkekörnchen und wohl noch anderen Stoffen beladene Ströme nach den Stellen sich bewegen, an welchen die Scheidewandbildung erfolgen sollte. Sie liessen dort nachweisbar die Stärkekörnchen zurück, so dass der Plasmaring, der sich bildete, immer reicher an ihnen wurde. — In gleicher Weise könnte man denken, dass Circulationsströme in Geweben bestimmte Stoffe solchen Scheidewänden zuführen, die ihrer unmittelbar benöthigen oder die sie durch directe Diffusion oder durch Vermittelung der Plasmodesmen passiren sollen, um anderen Protoplasten zugeleitet zu werden. Durch Reizauslösungen veranlasste Substanzbeförderungen nach Orten, an welchen Neubildungen erfolgen sollen, sind kaum

1) Zellbildung und Zelltheilung, I. Aufl., 1875, p. 39.

in anderer Weise zu denken und lassen sich nur mit jenen Vorgängen vergleichen, durch welche eine Zufuhr von Stärkekörnchen bei *Spirogyra* nach den Orten der Scheidewandbildung veranlasst wird.

Kienitz-Gerloff[1]) ist anzunehmen geneigt, dass die Plasmaverbindungen auch als Bahnen für Plasmawanderung Verwendung finden könnten. Ich habe mich bereits gegen diese Möglichkeit ausgesprochen und die Plasmodesmen für stabile Organe des Plasmaleibes erklärt. Nach Kienitz-Gerloff würden sich hingegen auf diesem Wege, unter Anderem, die ihre Entwickelung abschliessenden Gefässe, Sklerenchymfasern, Korkzellen, ihres Plasmas entledigen. Selbst das Plasma abzuwerfender Blätter sollte möglicherweise durch die Poren der Plasmaverbindungen auswandern, einem Plasmodium vergleichbar, das seine Arme einzieht. Das trifft unbedingt nicht zu. Doch existiren auch anderweitige Angaben, aus denen sich für bestimmte Fälle die Verwendung der von den Plasmodesmen eingenommenen Kanäle als Plasmawege ergeben soll. Vor allem wird man zunächst an die alte Angabe von Woronin[2]) erinnert, dass die von ihm als Plasmodium bezeichneten Amoeben der *Plasmodiophora* „am wahrscheinlichsten“ durch die „siebplattenähnlichen Tüpfelgruppen“, die in den Wänden fast aller Parenchymzellen der Kohlwurzel vorhanden sind, von Zelle zu Zelle wandern. Doch zeigte Nawaschin[3]) neuerdings, dass die durch die *Plasmodiophora* erzeugten Geschwülste wiederholter Theilung der Zellen der Wirthspflanzen und der in ihnen wohnenden Amoeben ihre Entstehung verdanken, wodurch „die Wanderung der Amoeben von Zelle zu Zelle als eine Erklärung der Krankheitsverbreitung auf diesen Entwickelungsumstand ... ganz entbehrlich“ ist. Bei alledem lässt sich die primäre Infection der Zellen, von denen die Geschwulstbildung ausgeht, nicht anders als durch Einwanderung von Amoeben erklären, die, nach Woronin[4]), aus dem umgebenden Bodenreich durch die Epidermiszellen der Wurzel, beziehungsweise durch Haare, in das Innere der Kohlwurzel gelangen. Doch diese Amoeben

1) Botan. Ztg. 1891, Sp. 56 und Botan. Ztg. 1893, Originalabh. p. 40.

2) *Plasmodiophora Brassicae*, Urheber der Kohlpflanzen-Hernie, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XI, 1878, p. 562.

3) Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandelungen von *Plasmodiophora Brassicae* Woron. im Laufe ihres intracellularen Lebens, Flora 1899, Bd. 86, p. 420.

4) l. c., p. 566.

mögen, wie viele andere Parasiten, die Zellhäute ihrer Nährpflanze einfach durchlöchern, ohne die Bahnen der Plasmodesmen zu benutzen. Sicherlich müssen sie solche Durchlöcherungen beim Eindringen in die Wurzelepidermis der Nährpflanze vollziehen. Dass sie als nackte Protoplasmamassen dieses vermögen, fällt nach sonstigen Erfahrungen bei niedersten Organismen nicht besonders auf. Das Wandern der *Plasmodiophora*-Amoeben durch Zellhäute würde somit einem Gebiete besonderer Erscheinungen angehören und könnte nur mit Betonung dieses Unterschiedes hier angeführt werden. Als wirkliche Wanderung des eigenen Plasmas durch Membranen, und zwar mit Benutzung der Plasmodesmenbahnen, müssten hingegen die Vorgänge gelten, die sich zwischen den Endospermzellen mancher Gymnospermen und den von ihnen umhüllten Eiern abspielen sollen. Im Jahre 1883 hatte Goroschankin[1]) zunächst nachgewiesen, dass die Centralzelle des Archegoniums mit den sie umgebenden Deckschichtzellen durch Tüpfel, deren Schliesshäute siebförmig durchlöchert und von Plasmafäden durchsetzt sind, zusammenhänge. Durch Vermittelung dieser Tüpfel treten nun, nach den Angaben von Ikeno[2]), bei *Cycas revoluta* Inhaltstoffe der Deckschichtzellen in das Ei ein. Die Zellkerne dieser Zelle sollen ihre Structur einbüssen, ein homogenes Aussehen erlangen, ihr halbflüssiger Inhalt dann durch die „intercellularen Brücken“ der Centralzelle zugeführt werden. Aehnliche Angaben macht Arnoldi[3]) für Abietineen. Er sieht die mit „metaplastischer Substanz“ gefüllten Kerne der Deckschichtzellen in das Eiprotoplasma eindringen. Dabei beobachtet er, wie diese Kerne amoeboide Auswüchse „durch die Membranporen“ treiben. Bei ihrem Uebertritt in das Ei hätten die Kerne der Deckschichtzellen unter Umständen noch Nucleolen aufzuweisen, die aber alsbald schwänden, worauf die Kernsubstanz meist ganz homogen erscheine. Diese

---

1) Zur Kenntniss der Corpuscula bei den Gymnospermen, Botan. Ztg. 1883, Sp. 825.

2) Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898, p. 562. Vergl. auch Hirase, Études sur la Fécondation et l'embryogénie de *Ginkgo biloba*, Journal of the College of Science, Imp. Univ. Tokyo, Vol. VIII, Pt. II, 1895, p. 11.

3) Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen IV. Was sind die „Keimbläschen“ oder „Hofmeister's Körperchen“ in der Eizelle der Abietineen? Flora 1900, Bd. 87, p. 198.

Gebilde seien es nun, die vorwiegend bis jetzt, so auch von mir[1]), die Deutung als eiweisshaltige Vacuolen erfahren hätten. Bei manchen *Pinus*-Arten ist, nach Arnoldi[2]), des weiteren noch zu beobachten, dass in die kernlos gewordenen Deckschichtzellen Kerne aus den benachbarten Endospermzellen eintreten. In keinem Falle spielen aber diese in das Ei übergetretenen Substanzmassen der Kerne eine morphologische Rolle, sie dienen vielmehr nur als Nahrungsstoffe für den Embryo. -- Nicht bei allen Gymnospermen waren übrigens diese Erscheinungen zu beobachten, sie sollten, nach Arnoldi selbst[3]), den Cupressineen und Taxodineen abgehen. William A. Murrill[4]) konnte ihre Geltung nicht einmal für die Abietinee *Tsuga canadensis* sicherstellen. Dazu trat die ganze Frage in eine andere Beleuchtung, als Miehe's Abhandlung „über Wanderung des pflanzlichen Zellkernes" erschien[5]). Miehe fand, dass beim Abziehen bestimmter Epidermen die Kerne einzelner Zellen in „blitzschnell erfolgender Reaction" in Nachbarzellen übertreten. Dieser Uebertritt vollzieht sich quer durch die Zellwandung. Mehrere Zellen können so durchwandert werden. Die Zellen, nach welchen hin die Bewegung sich richtet, haben bei der Präparation irgend eine Verletzung erfahren, denn sie sterben alsbald ab; dasselbe Schicksal trifft jene Zellen, die ihrer Kerne verlustig wurden. Da allem Anschein nach Läsionen hier Kernwanderungen auslösen, so veranlasste das schon Miehe, die Möglichkeit zu erwägen, ob nicht vielleicht die Art der Präparation es auch sei, welche die von Arnoldi beobachteten Erscheinungen an den Eiern der Abietineen bedinge[6]). Diese von Miehe nur sehr vorsichtig berührte Vermuthung trifft thatsächlich in vollem Maasse zu. Arnoldi wandte für seine Untersuchung mit „Flemmingflüssigkeit" fixirtes Material an[7]), wobei die hierzu nothwendigen Manipulationen die eingetretenen Erscheinungen verschuldeten. Auch Ikeno lag vornehmlich mit Chromosmiumsäure fixirtes, also für eine solche Art

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, 1884, p. 50.

2) l. c., p. 201.

3) Flora, Bd. 87, 1900, p. 203.

4) The development of the Archegonium and Fertilization in the Hemlock Spruce (*Tsuga canadensis* Corr.), Ann. of Bot. Vol. XIV, 1900, p. 587.

5) Flora, Bd. 88, 1901, p. 105.

6) Flora, Bd. 88, 1901, p. 126.

7) Flora, Bd. 87, 1900, p. 198.

der Fixirung auch entsprechend zugerichtetes Material vor. Andererseits hatte Chas. F. Hottes im hiesigen Institut bereits ganz ähnliche Erscheinungen, wie sie Miehe hierauf schilderte, beobachten können, als er *Faba*-Wurzeln sehr niederen und sehr hohen Temperaturen aussetzte und sie hierauf in toto mit Chromosmiumsäure fixirte. Eine andere Verwundung der Wurzel, als durch den sie abtrennenden Querschnitt, war in diesem Falle vor dem Fixiren nicht erfolgt, wohl aber hatten zuvor durch die hohen, und mehr noch durch die niederen Temperaturen sich Spalten in den Geweben gebildet, einzelne Zellen oder Zellcomplexe gelitten, und solchen Stellen strebten die Kerne der angrenzenden Zellen zu, ähnlich wie in den von Miehe untersuchten Objecten. Gleich nach dem Erscheinen des Arnoldi'schen Aufsatzes sah ich mich veranlasst, meine noch existirenden Präparate der Coniferenbefruchtung zu vergleichen. Es stellte sich sehr bald heraus, dass die Arnoldischen Angaben, soweit sie den Ursprung der eiweisshaltigen Gebilde im Abietineen-Ei auf eingewanderte Zellkerne zurückführen, nicht stichhaltig sind. Meine Objecte waren in der früher üblichen Weise mit absolutem Alkohol fixirt worden, wobei unversehrte Samenanlagen, zum Theil noch an ihren Fruchtschuppen befestigt, in die Flüssigkeit gelangten. Ein Uebertritt der Kerne der Deckschichtzellen in die Eier fand unter solchen Umständen niemals statt. Ich besitze eine grosse Anzahl von Schnitten, die auf entsprechenden Entwickelungsstadien durch so fixirte Samenanlagen von *Picea excelsa* Lk. (Fichte), von *Pinus silvestris*, *P. pumilio*, *P. Laricio* und *Tsuga canadensis* geführt wurden, und kann auf das bestimmteste behaupten, dass deren Eier eiweisshaltige Vacuolen in Fülle führen, ohne dass irgend welche Deckschichtzellen sich ihrer Kerne entledigt hätten. Es fehlen auch den an diese Deckschichtzellen grenzenden anderweitigen Endospermzellen die Kerne nicht, so dass zugleich die Möglichkeit ausgeschlossen ist, sie hätten die in die Eier eingewanderten Kerne in den Deckschichtzellen ersetzt. Die Zahl der Präparate, die mir zur Verfügung stehen, und die Entwickelungszustände, die sie zeigen, sind so entscheidend, dass ich an meiner hier aufgestellten Behauptung nicht im geringsten zweifeln kann und mich somit auch nicht veranlasst sehe, meine frühere Ansicht über den Ursprung der eiweisshaltigen Vacuolen im Ei der Gymnospermen zu ändern.

Andererseits bleiben die Arnoldi'schen Angaben, und im besonderen die von Miehe beschriebenen Erscheinungen, von Bedeutung,

weil sie zeigen, was für voluminöse Gebilde des Zellleibes unter Umständen durch die so überaus feinen Poren der Plasmodesmen hindurchgepresst werden können. Naturgemäss muss die Zellwandung weich sein, um einen solchen Vorgang zu gestatten, keinesfalls verholzt. Miehe sah wiederholt Theile eines und desselben Zellkerns nur durch einen Faden oder einige Fäden verbunden, zu den beiden Seiten derselben Zellwand. Das Gleiche zeigen die Hottes'schen Präparate. Es kann auf solchem Wege, nach Miehe, der ganze Kern aus der einen in die andere Zelle gelangen, ja, seinen Weg durch mehrere Zellen zurücklegen. Miehe nimmt für diese Wanderung die Plasmaverbindungen in Anspruch, ohne im übrigen solche in den Wänden der Zellen, die er abbildet, zur Darstellung zu bringen. Man sieht in seinen Bildern nur jene Fäden, welche die Theile eines durchgepressten Kerns innerhalb der Zellhaut verbinden, nicht andere Plasmaverbindungen, welche als sonstige Durchgangsstellen hätten verwandt werden können. Thatsächlich sind aber solche, wie ich feststellen konnte, vorhanden, nur ihr Nachweis in den betreffenden Objecten nicht eben leicht. Ja gerade bei *Allium*-Arten, die Miehe bevorzugte, sind die Plasmaverbindungen in den Seitenwänden der Epidermiszellen äusserst zart, und nur an ganz ausnahmsweise günstigen Präparaten mit Sicherheit zu constatiren. Es lässt sich nach alledem nicht daran zweifeln, dass es in der That die Poren der Plasmodesmen sind, die als Wege für jene theilweise oder vollständige Beförderung der Kerne von Zelle zu Zelle dienen. Dass der Nachweis solcher Fäden, welche die Theile eines durchgeschlüpften Kernes innerhalb der Zellwand verbinden, aber leichter als derjenige der Plasmodesmen ist, wird eben dadurch bedingt, dass die Substanz der Plasmodesmen im Porus von der Kernsubstanz verdrängt wurde, diese somit auch die Verbindungsfäden bildet. Daher in den mit Chromosmiumessigsäure fixirten und dem Dreifarbengemisch tingirten Präparaten nur die Verbindungsbrücken zwischen den die Wände durchsetzenden Korntheilen, nicht aber die Plasmodesmen zu sehen sind.

Man könnte bei alledem geneigt sein, die Thatsache, dass unter Umständen selbst Kerne durch die Poren der Plasmodesmen hindurch gelangen können, für die Kienitz-Gerloff'sche Vorstellung zu verwerthen, dass auch das Plasma bestimmter, ihren Inhalt bei der Fertigstellung einbüssender Elemente, ja sogar das Plasma der im Herbst sich entleerenden Blätter, diese Wege zum Auswandern

benutzen. Bei näherer Ueberlegung sieht man dann freilich ein, dass es sich hierbei um ganz andere Vorgänge handelt. Denn der Uebertritt der Kerne von Zelle zu Zelle, den Miehe und Hottes feststellten, vollzieht sich in der Richtung beschädigter Zellen, so dass er auch wohl nur zur Füllung, nicht aber zur Entleerung der bei ihrer Fertigstellung aus dem Lebensverbande tretenden Elemente, oder der absterbenden Blätter führen könnte. In Wirklichkeit lässt sich in der That nur feststellen, dass bei den ihr Leben zugleich mit der Fertigstellung einbüssenden Elementen, so den Wasserbahnen, der protoplasmatische Inhalt nicht auswandert, sondern allmählich verbraucht wird[1]), seine letzten Reste aber desorganisirt werden und schwinden. Noch mehr als bei den Wasserbahnen fällt ein solches Verhalten wohl bei den Siebröhren auf, deren Plasmaverbindungen in Callussubstanz übergeführt werden, deren protoplasmatischer Inhalt sich schliesslich in Callusbildung erschöpft, alle Callussubstanz dann aber in dem todten Siebröhrengliede aufgelöst und so aus ihnen fortgeführt wird. Diese Auflösung der Callussubstanz kann aber schlechterdings nur unter dem Einfluss der umgebenden lebenden Zellen sich vollziehen. — Die von Kienitz-Gerloff erwogene Möglichkeit einer directen Auswanderung des lebenden Inhalts aus den im Herbst sich entleerenden Blättern[2]) bestimmte mich eine Anzahl solcher Blätter zu untersuchen. Kienitz-Gerloff selbst giebt an, dass seine auf *Aesculus*, *Acer*, *Malva*, *Daphne* sich erstreckenden Beobachtungen für seine Annahme sprechen. Ueber das Schicksal der Plasmaverbindung in den sich entleerenden Blättern spricht sich Kienitz-Gerloff nicht direct aus. Ich selbst konnte diese letztere in Blättern, die vor nicht langer Zeit vom Baume abgeworfen worden waren, meist nachweisen. Ihr Vorhandensein, sowie auch das Verhalten der in den Zellen zurückgebliebenen Plasmareste sprach wenig zu Gunsten einer directen Plasmawanderung. Der empfangene Eindruck war vielmehr der, es habe nur eine Ableitung bestimmter Stoffe aus den sich entleerenden Blättern stattgefunden, die erschöpften Protoplasten seien alsdann dem Tode verfallen. Da die Plasmodesmen bis zuletzt erhalten blieben, so konnten sie sich bis zuletzt in erforderlichem Maasse an dem Geschäft der Stoffableitung betheiligen. Dass die Plasmodesmen in herbstlichen Blättern weder eingezogen

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 51.

2) l. c., Sp. 56.



werden, noch sonstwie verschwinden, lehrte mich gleich das erste Object, das ich untersuchte. Es waren Blätter von *Fraxinus Ornus*, die ich Mitte November am Boden sammelte, und die zum Theil noch schmutzig grün gefärbt waren, zum Theil sich auch schon stark gebräunt hatten. Die annähernd grünen oder nur schwach gebräunten Theilblättchen hafteten noch an dem gemeinsamen Blattstiel; dunkler gefärbte hatten sich von ihm losgelöst. Die durch schmutzig grüne oder schwach gebräunte Blattstiele geführten Schnitte zeigten, nach entsprechender Behandlung, die Plasmodesmen in den meisten ihrer Gewebe noch gut erhalten (Fig. 47*a* und 47*b*, Taf. XV). An vielen Orten waren sie fast unverändert, an anderen in unregelmässige Körnchen zerfallen; stellenweise fehlten sie ganz und die von ihnen zuvor durchsetzten Stellen der Wand zeichneten sich als leere, zarte Kanäle. Einzelne Körnchen in solchen Kanälen erleichterten unter Umständen ihr Auffinden. Alle Uebergänge zwischen solchen auf einzelne Körnchen reducirten und den fast noch intacten Plasmodesmen zeugten dafür, dass ihre Desorganisation, wo sie nicht mehr unversehrt waren, sich an Ort und Stelle vollzogen hatte. Nichts bewies hingegen, dass sie irgendwo eingezogen oder durch anderweitige Plasmamassen ersetzt worden wären. Letzteres hätte sich bestimmt durch das Verhalten bei der Fixirung und Färbung zu erkennen gegeben. Aehnlich lagen die Dinge innerhalb der Fiedern (Fig. 49, Taf. XV). Der Inhalt der Zellen war hier aber weit reichlicher vertreten und bildete krümelige Massen. Diese rührten zum grossen Theile von desorganisirten Chlorophyllkörnern her, deren Substanztheile auch die bekannten, stark lichtbrechenden Kugeln lieferten. Eine ähnliche, stark lichtbrechende Masse füllte die Schliesszellen der Spaltöffnungen. Kienitz-Gerloff[1]) hatten seiner Zeit vergilbte abgeworfene Blätter vorgelegen, die in den Schliesszellen ihrer Spaltöffnungen scheinbar intacte Plasmakörper mit Chlorophyllkörnern enthielten. Das erinnerte ihn an die älteren Angaben von Sachs[2]), dass in abgeworfenen Blättern die Spaltöffnungszellen, und zwar nur diese, Stärke führen. Kienitz-Gerloff nahm dies als allgemein giltige Erscheinung auf, die er auf den Umstand glaubte zurückführen zu können, dass den Spaltöffnungen Plasmodesmen nach den umgebenden Zellen abgehen[3]). Diese Annahme hat sich als nicht

1) Botan. Ztg. 1891, Sp. 57.

2) Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. Flora 1863, p. 200ff.

3) l. c. Sp. 57.

zutreffend herausgestellt, indem sowohl Kohl[1]) wie Kuhla[2]) das Vorhandensein von Plasmaverbindungen zwischen den Schliesszellen und dem angrenzenden Gewebe nachwiesen. Ausserdem konnte Kohl auch constatiren, dass ein Unterbleiben der herbstlichen Entleerung der Schliesszellen durchaus nicht als allgemeine Erscheinung gelten könne, diese vielmehr in den meisten Fällen erfolge. So war es auch, wie wir eben sahen, bei *Fraxinus Ornus*, denn die stark lichtbrechenden Inhaltsmassen in den Schliesszellen seiner Blättchen konnten nur als unverwerthbare Rückstände gelten. Wie *Fraxinus Ornus* verhielten sich auch *Ampelopsis Veitchii*, *Aesculus Hippocastanum*, die ich des weiteren untersuchte. Wenn andererseits auch das Gegentheil öfters vorkommt, und die Schliesszellen besser als die anderen Blattzellen der Entleerung widerstehen, so erklärt sich das unschwer aus ihrer mehr oder weniger weit gediehenen Selbstständigkeit. Es gilt ja die Schliesszellen von ihrer Umgebung mehr oder weniger zu emancipiren, damit sie in ihren Turgorschwankungen und Bewegungen unabhängiger werden. Daher auch schon Leitgeb[3]) finden konnte, dass die Schliesszellen der Spaltöffnungen an abgeschnittenen Blüthen, die im feuchten Raum gehalten werden, sowie an abgezogenen Oberhäuten weit länger als die übrigen Epidermiszellen am Leben bleiben. Die Verbindung mit der Nachbarschaft durch Plasmodesmen dürfte vielfach auch sehr eingeschränkt sein, zum mindesten stellte Arthur W. Hill[4]) fest, dass an den Cotyledonen von *Pinus Pinca* die Plasmodesmen zwischen Schliesszellen und angrenzenden Epidermiszellen auf die Schliesshäute äusserst weniger und sehr kleiner Tüpfel beschränkt sind.

Während die am Boden liegenden grünlich gefärbten Blatttheile von *Fraxinus Ornus* ihre Plasmaverbindungen noch zeigen, sind solche in sehr stark gebräunten Blatttheilen derselben Pflanze nur vereinzelt oder überhaupt nicht mehr nachzuweisen. Hier und dort erkennt man dann nur noch die leeren Kanäle, die zuvor von den Plasmodesmen ausgefüllt waren. Stellenweise lagerten vor den Mündungen solcher Kanäle einzelne Körnergruppen, so dass es aussah, als sei der Inhalt der Kanäle aus ihnen hervorgepresst worden

1) Die Protoplasmaverbindungen der Spaltöffnungsschliesszellen und der Moosblattzellen, Botan. Centralbl. Bd. LXXII, 1897, p. 260.

2) l. c., p. 33.

3) Das Verhalten isolirter Spaltöffnungsapparate gegenüber äusseren Agentien. Mitth. aus dem botan. Inst. zu Graz, I. Heft, 1886, p. 125, 131.

4) Philos. Transact. Roy. Soc. Vol. 194, 1901, p. 89.

(Fig. 48, Taf. XV). Auch die Reste der Zellkörper hatten mit der Zeit ganz auffallend abgenommen, sie waren somit, gleich den Plasmodesmen, wohl zum Theil gelöst und ausgelaugt worden. An diesem Vorgang mögen Humussäuren vielleicht betheiligt sein.

Anfang December zeigten die stark gebräunten Blätter auch sonstiger Pflanzen die ich untersuchte, meist keine Plasmodesmen mehr. Auch auf früheren Zuständen untersucht, bestätigten sie die an *Fraxinus* gewonnenen Ergebnisse, lehrten somit übereinstimmend, dass eine Einziehung der Plasmodesmen, geschweige denn ganzer Protoplasten, zur Zeit des Blattwurfs nicht erfolgt, vielmehr zunächst die werthvollen Stoffe in Lösung nach den Stammtheilen abgeleitet werden und hierauf die Desorganisation der absterbenden Protoplasten und deren Auslaugung folgt. Für den Nachweis dieser Vorgänge muss Osmiumsäure vermieden werden, da sie eine überaus starke Schwärzung der Gewebe veranlasst. Es kamen daher Pikrin-Schwefelsäure, ausserdem Jodtinctur und Jodjodkalium als Fixirungsmittel vornehmlich in Anwendung, worauf die Quellung mit entsprechend concentrirter Schwefelsäure und die Färbung mit Pyoktanin folgte.

Nicht anders als abgeworfene dikotyle Blätter verhielten sich auch abgeworfene Nadeln der Edeltanne. Ich hatte schon früher erwähnt, dass der Nachweis von Plasmaverbindungen in dem Mesophyll frischer, dem Stamm entnommener Tannennadeln zu den verhältnissmässig leichten Aufgaben innerhalb dieses schwierigen Gebietes gehört. So auch ist an abgeworfenen Tannennadeln unschwer festzustellen, dass die Plasmaverbindungen nicht eingezogen wurden, vielmehr innerhalb der Schliesshäute verblieben, um dort allmählich der Desorganisation anheimzufallen. Es bleiben auch bei diesem Ojecte bedeutende Inhaltsreste in den Zellräumen zurück. Unsere Fig. 16, Taf. XIV stellt ein Stück Wandung aus dem Mesophyll einer Nadel dar, die, bereits ziemlich stark gebräunt, Mitte November unter dem Baum gesammelt worden war. Noch stärker desorganisirte, zum Theil von Pilzhyphen durchwucherte Nadeln pflegten weit weniger Inhaltsreste in den Zellräumen zu führen, und auch der Nachweis von Plasmaverbindungen in ihren Membranen gelang dann nicht mehr.

Nicht ohne Interesse dürfte es sein, an dieser Stelle eine Angabe von Arthur W. Hill[1]) über das Verhalten der Plasmo-

1) Philos. Transact. Roy. Soc. Vol. 194, p 90, 96.

desmen bei Zelltrennungen in den Kotyledonen von *Pinus Pinea* auch einzuschalten. Die Zellen des Palissadenparenchyms bilden dort zunächst ein zusammenhängendes Ganze und entsenden allseitig zahlreiche Gruppen von Plasmodesmen. Dann wird das Gewebe in quere Platten zerlegt, was mit einer Spaltung entsprechender Zellwände verbunden ist. Bei dieser Spaltung werden nun die Plasmodesmen nicht eingezogen, lassen sich vielmehr in den halbirten Wänden nachweisen. Erst weiterhin gelingt dies nicht mehr und erscheinen die betreffenden Wandungen dann homogen. Aus letzterer Erscheinung folgt also des weiteren, dass es nicht darauf ankommt, eine Communication der Protoplasten mit den Intercellularen durch Plasmodesmen zu unterhalten.

Aus den Ergebnissen der Untersuchung abgeworfener Blätter folgt bereits, dass mit dem Absterben eines Gewebes die Einziehung seiner Plasmodesmen nicht verbunden zu sein braucht. Bei Besprechung der Untersuchungsmethoden habe ich andererseits schon erwähnt, dass auch in eingetrockneten Gewebstheilen die Plasmodesmen oft nachweisbar in den Membranen verharren. Poirault gab das früher schon für Farne, die beim Austrocknen lebensfähig bleiben, an[1]). Meine Untersuchungen lehrten mich, dass die Plasmodesmen auch dann nicht eingezogen werden, wenn durch das Austrocknen der Tod der Protoplasten veranlasst wird. Abgelöste Zweige und Blätter von *Viscum*, die ich trocken werden liess, zeigten nach entsprechender Behandlung die Plasmodesmen in ihren Zellwänden deutlich an, nur die Substanz der einzelnen Fäden war zum Theil verklumpt, auch wohl etwas verquollen, wodurch sie stellenweise noch deutlicher hervortrat. *Viscum* ist aber auf das Eintrocknen nicht eingerichtet und seine Protoplasten büssen dabei ihr Leben ein. Das zeigten schon die Veränderungen, welche sein Zellinhalt erlitten hatte, deutlich in den Präparaten. Andererseits kehren bekanntlich völlig trockene Moose, wenn sie befeuchtet werden, sofort zur vollen Lebensthätigkeit zurück. Die Plasmodesmen der Moose sind neuerdings von Kohl geschildert worden[2]). Er bildete sie für *Catharinea undulata* ab[3]). Ich füge hier (Fig. 50, Taf. XV) ein der Blattspreite von *Mnium affine* Bland. entnommenes Bild hinzu. Wie Kohl schon betonte, ist

1) Ann. d. sc. nat. Botan., VII. sér., T. XVIII, 1893, p. 221.

2) Die Protoplasmaverbindungen der Spaltöffnungsschliesszellen und der Moosblattzellen. Bot. Centralbl., Bd. LXXII, 1897, p. 263.

3) l. c., Taf. IV, Fig. 7 und 8.

eine verhältnissmässig sehr lange Quellung in Schwefelsäure nothwendig, um ein erspriessliches Resultat hier zu ermöglichen. Dann lassen aber thatsächlich die Bilder nichts zu wünschen übrig. Während Kohl für *Catharinea undulata* die Plasmaverbindungen als äusserst zarte Fäden darstellt, die gleich stark in ihrem ganzen Verlauf sind, und in ziemlich kräftigen Knöpfchen am Zellraum abschliessen, waren sie in meinen Präparaten von *Mnium affine* (Fig. 50, Taf. XV) perlschnurförmig aufgebaut, eine Erscheinung, von der wir bereits wissen, dass sie durch die ungleich starke Quellung der verschiedenen Membranlamellen bedingt wird. Auch standen in den Blattzellen von *Mnium affine* die Plasmafäden dichter beisammen als bei *Catharinea undulata* und zeigten sich deutlicher in Gruppen abgegrenzt, denen auch eine entsprechende, als Tüpfel sich zeichnende, wenn auch nur schwache Verjüngung der Zellwandung entsprach. — Wie aus dem Sitzungsbericht der Deutschen botanischen Gesellschaft vom 30. November 1900[1]) sich ergiebt, legte in jener Sitzung Kienitz-Gerloff Zeichnungen vor, und besprach seine neuesten Untersuchungen der Plasmaverbindungen bei den Zellkryptogamen. Seinen Angaben nach weisen die meisten Laub- und Lebermoose sehr schöne Plasmaverbindungen zwischen allen ihren Zellen auf. Eine weitere Ausdehnung meiner eigenen Untersuchungen schien mir nach diesem Ausspruch überflüssig. Bei *Mnium*-Rasen, die man ausgetrocknet im Freien sammelt und ohne sie erst in Wasser aufzuweichen, direct der Fixirung, Quellung und Färbung unterwirft, stellt man, wie selbstverständlich, das Vorhandensein der Plasmodesmen auch fest, nur fallen die Präparate wesentlich ungünstiger aus, weil sich starke Niederschläge auf ihrer Oberfläche bilden. — Ein sehr schönes Object für den Nachweis von Plasmodesmen geben die verhältnissmässig stark verdickten Rindenzellen der Selaginellen ab. Wie meine Fig. 55, Taf. XV für *Selaginella Martensii* zeigt, durchsetzen die Plasmodesmen die dicken Wände der Rindenzellen bei dieser Pflanze in einer an das Verhalten der Endosperme erinnernden Weise. Die Quellung der Wände erfolgt so gleichmässig, dass die Plasmodesmen in ihrem ganzen Verlauf denselben Durchmesser zeigen und auch eine Anschwellung in der Mittellamelle nicht aufweisen. Diese Verbindungsfäden würden wohl den von Kohl als solitäre bezeichneten anzureihen sein, wobei man

1) p. 397.

ihnen aber auch noch besondere Eigenheiten zuerkennen müsste. Nicht selten sieht man nämlich zwei Plasmafäden an ihren Mündungsstellen vereinigt, sonst frei, sodass sie zusammen eine Oese bilden, auch Plasmafäden, die nur in den inneren Membrantheilen doppelt, in den äusseren einfach sind (Fig. 55, Taf. XV). Solche Plasmodesmen verhalten sich dann ganz ähnlich wie die engen Membranporen in stark verdickten Steinzellen, etwa denjenigen der Birne, wo meist freilich eine noch grössere Anzahl solcher Poren mit fortschreitender Verdickung zu einem Porus sich vereinigt, wo diese Poren ausserdem stärker nach den Mittellamellen zu divergiren. — Auch von *Selaginella Martensii* liess ich abgeschnittene Sprosse an der Luft trocken werden, um sie dann auf Plasmodesmen zu prüfen. Der Nachweis derselben gelingt an solchem Material sehr leicht, besonders nach Jodfixirung. Ist es doch auch gerade eine in diese Gattung gehörende Pflanze, die *Selaginella lepidophylla*, die durch ihre Fahigkeit, monatelange Dürre in voller Sonnengluth, schliesslich in völlig lufttrockenem Zustande auszuhalten und beim ersten Regen in neue Vegetation einzutreten, Aufsehen erregt. Der so überaus bequeme Nachweis der Plasmaverbindungen im Rindengewebe von *Selaginella Martensii* erweckte in mir die Hoffnung, diese Plasmaverbindungen könnten hier auch ohne Fixirung und Quellung durch directe Färbung, wie im Endosperm von *Phytelephas*, zur Anschauung gebracht werden, doch diese Hoffnung erfüllte sich nicht. Nur Andeutungen ihres Verlaufs liessen sich hier und da in solchen Präparaten erkennen.

Pflänzchen von *Mnium affine*, die nach anhaltender Dürre im Freien gesammelt worden waren, zeigten, trocken untersucht, in den Zellen ihrer Blätter das chlorophyllhaltige Plasma den Seitenwänden angedrückt. Die hierdurch chlorophyllfrei gewordenen Aussenwände waren fast bis zu gegenseitiger Berührung eingesunken. Liess man vom Deckglasrande aus Wasser zu einem solchen trockenen Blatte hinzutreten, so wurde dieses fast momentan von den Zellen aufgenommen, ihre Aussenwände wölbten sich vor, der Turgor stellte sich unmittelbar in ihnen her. Gleichzeitig sah man die Chlorophyllkörner von den Seitenwänden her gegen die Aussenwände vorrücken, so dass der chlorophyllfreie Raum an letzteren wesentlich eingeengt wurde. — Aus dieser Beobachtung folgte des weiteren, dass in dem lufttrockenen Moosblatte die Protoplasten den Zellwandungen anhaften, nicht etwa von ihnen abgelöst sind. Auch tritt keine Luft in solche Zellen ein, diese

erfahren vielmehr durch das Einsinken der Wände eine ihrem Wasserverlust beim Austrocknen entsprechende Volumenabnahme. Dass sich der Zellinhalt bei Wasserverlust von den Zellwänden nicht trennt, hat für die Wiederaufnahme der Lebensvorgänge solcher auf Austrocknung eingerichteter Pflanzen die grösste Bedeutung. Doch auch bei anderen Pflanzen, für welche ein Austrocknen den Tod bedeutet, braucht dieses Austrocknen nicht mit einer Lostrennung der Protoplasten von den Zellwänden verbunden zu sein. Das konnte ich bei verschiedenen Farnen, bei Blättern von *Lilium*, *Pisum*, *Fuchsia* und *Viscum* constatiren. Die auf Austrocknung eingerichteten Pflanzen sind freilich für diesen Vorgang besonders ausgerüstet, ihre Protoplasten verlassen in keinem Gewebe die Membranen. Doch auch in den Blättern der eben genannten, das Austrocknen nicht vertragenden Pflanzen, pflegen die Parenchymzellen bei Wasserverlust zu schrumpfen, ohne dass sich ihr Inhalt von den Wänden löst und ohne dass Luft in ihr Inneres eindringt. Nur stärker verdickte Elemente zeigen dann vielfach ein abweichendes Verhalten. — Schon Naegeli[1]) hatte im Jahre 1855 bemerkt, dass beim Austrocknen einzelner Zellen oder ganzer Gewebe die Zellmembran „entweder zusammenfällt, wenn sie dem äusseren Druck nicht zu widerstehen vermag“, oder ihre ursprüngliche Form behält und Luft an die Stelle der eingeschlossenen tropfbaren Flüssigkeit dann eintritt. „Dabei bleibt“, fügt Naegeli hinzu, „der Schlauch bald in seiner ursprünglichen wandständigen Lage . . . . bald zieht er sich zusammen, indem er bloss stellenweise oder überall sich von der Membran ablöst.“ — Wo eine Wiederbelebung austrocknender Zellen erfolgen soll, findet, so weit meine Erfahrungen reichen, eine Lostrennung des Protoplasten von den Wandungen nirgends statt. Das lehrt auch das Verhalten aller lufttrockener Samen, in welchen der Zellinhalt stets den Wandungen angeschmiegt ist.

Wie Poirault[2]) schon beobachtet hat, weisen auch Blattstücke von *Platycerium* und von anderen Farnen, die in feuchter Luft gehalten, langsam absterben, bei voller Zerstörung ihres Chlorophylls noch ihre Plasmodesmen auf. Diese Angabe schliesst an das zuvor geschilderte Verhalten der langsam absterbenden Herbstblätter eng an. Ebenso gelang mir der Nachweis der

1) Pflanzenphysiologische Untersuchungen von Carl Naegeli und Carl Cramer, I. Heft, p. 1.

2) l. c., p. 222.

Plasmodesmen auch in solchen Pflanzentheilen, die abgeschnitten in Wasser gestellt, sich dort allmählich entfärbten und abstarben. Die Angabe von Tangl[1]), dass die Plasmaverbindungen in keimenden Grasfrüchten eingezogen werden, hat Kienitz-Gerloff[2]) bereits für unzutreffend erklärt, und ich kann hinzufügen, dass dieses auch in den Endospermen von *Phoenix* und von *Tamus* während der Keimung nicht geschieht. Man kann vielmehr, so bei *Phoenix reclinata*, die ich daraufhin eingehend untersuchte, feststellen, dass die Plasmodesmen in den Wänden verbleiben und dort langsam desorganisirt werden. Das geschieht zu der Zeit, wo auch der Inhalt der Zellen sich bis auf geringe Rückstände erschöpft. Die Plasmodesmen werden dabei körnig, verlieren allmählich an Tinctionsfähigkeit und können stellenweise fast vollständig verschwinden. — Es hat somit den Anschein, als wenn bei langsamem Erlöschen der Lebensvorgänge eine Einziehung der Plasmodesmen ganz allgemein unterbliebe.

Hingegen werden die Plasmodesmen thatsächlich aus den Zellwänden zurückgezogen bei Verletzungen, falls diese nicht den unmittelbaren Tod der Protoplasten zur Folge haben. Ich konnte das an allen meinen Präparaten, welche dem Studium der Plasmodesmen gedient hatten, nachträglich feststellen. Die Wände der bei der Präparation geschädigten Zellen wiesen keine Plasmodesmen auf. Da mag vielleicht auch die Erklärung für jene auffälligen Erscheinungen zu suchen sein, die Miehe in abgezogenen Epidermen beobachtete. Dadurch, dass die bei solcher Präparation verletzten Zellen ihre Plasmodesmen einziehen, dürften eben in den angrenzenden Zellen Reizvorgänge ausgelöst werden, die zur Beförderung der Zellkerne nach den gefährdeten Wandstellen führen. Wirken auf eine gegebene Zelle solche Reize von verschiedenen Seiten gleichzeitig ein, so kann es kommen, dass ihr Kern nach mehreren Stellen gezogen wird, woraus die Mannigfaltigkeit der von Miehe beobachteten Bilder sich erklärt. Die unter solchen Umständen beobachtete Beförderung der Kerne nach den Wänden der verletzten Zellen hin lässt sich unmittelbar den schon lange bekannten Erscheinungen bei Verwundungen zur Seite stellen[3]) und ist zu den traumatischen Reactionen zu zählen. Ob die Be-

1) Ueber das Endosperm einiger Gramineen, l. c., p. 106, Sep.-Abdr. p. 35.

2) l. c., Sp. 51.

3) Schon durch Tangl, Zur Lehre von der Continuität des Plasmas im Pflanzengewebe. Sitzber. d. Wiener Akad., Bd. XC, 1884, p. 26.

förderung der Kerne in Richtung der lädirten Zellen durch Contraction oder Einziehung kinoplasmatischer, die Hautschicht mit den Kernen verbindender Cytoplasmafasern erfolgt, mag dahingestellt bleiben.

Es war für uns von nicht geringer Tragweite, auch nachzuforschen, ob künstlich veranlasste Plasmolyse eine Einziehung der Plasmodesmen bewirken würde. Ich suchte das festzustellen, indem ich die Versuchsobjecte mit Kalisalpeterlösungen[1]) plasmolysirte und dann den nöthigen Manipulationen zum Nachweis der Plasmodesmen unterwarf. Zunächst verwerthete ich auch Zuckerlösungen für die Plasmolyse, gab diese dann aber auf, weil die Wirkungen des Kalisalpeters gleichmässiger ausfielen, andererseits die Zuckerlösungen, die in annähernd fünf mal grösserer Concentration als die Salpeterlösungen angewandt werden mussten, die zum Nachweis der Plasmodesmen nothwendige Behandlung dann störten. Als Versuchsobject dienten mir vor allem die Moosblätter. Je nach der Concentration der Salpeterlösung zogen sich in den Zellen der Blätter von *Mnium affine* die Protoplasten langsamer oder rascher von den Wandungen zurück. Durch Steigerung der Concentration waren entsprechend raschere Wirkungen zu erzielen und dann trat der Inhalt auch nicht glatt von den Wandungen zurück, blieb vielmehr mit zahlreichen Fäden an ihnen haften. Aehnliche Erscheinungen hatte bereits Pringsheim bei seinen Untersuchungen „über Bau und Bildung der Pflanzenzelle im Jahre 1854 beobachtet[2]). Er gab an, dass die „äusserste Plasmaschicht“ bei Einwirkung sehr verdünnter Säuren, sehr verdünnter Lösungen von Zucker oder Kochsalz, sich von der Zellwand nicht glatt trenne, hier und da vielmehr das Plasma an der Zellwand kleben bleibe und alsbald nur noch durch einzelne Fäden mit ihr verbunden sei, bis auch diese sich von ihr ablösen oder auch wohl abrissen und mit dem übrigen Plasma zusammenflössen. Ein Jahr später veröffentlichte Naegeli[3]) ähnliche Beobachtungen und schloss aus ihnen, dass der „Primordialschlauch“ sich mit Rücksicht auf seine physikalischen Eigenschaften wie zäher, halbflüssiger Schleim verhalte, dass er äusserst dehnbar, aber ohne die geringste Elasticität sei.

---

1) Vergl. de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung, 1877.

2) l. c., p. 12.

3) Pflanzenphysiologische Untersuchungen von Carl Naegeli und Carl Cramer, I. Heft, 1855, p. 2, 3.



Seitdem folgten zahlreiche andere solcher Angaben und sind in der ganzen Literatur zerstreut. Im besonderen findet man Schilderungen der mit Fadenbildung verbundenen Ablösung der Protoplasten von der Zellwand in den Abhandlungen von Gardiner[1]) und Bower[2]); auch de Vries geht auf diese Erscheinungen stellenweise ein[3]). Zum Gegenstand einer besonderen Untersuchung machten sie neuerdings wieder Chodat und Boubier[4]). Sie geben an, dass Fadenbildung bei Contraction der Protoplasten durch richtige Versuchsanstellung überall im Pflanzenreiche zu erzielen sei. Sie schliessen aus dieser Beobachtung, wie dies schon durch Pringsheim und Naegeli geschah, dass die Consistenz der Hautschicht eine viscose sei. Wie zuvor schon Bower[5]), finden auch sie, dass Plasmafäden bei der Contraction der Protoplasten auch an freien Aussenwänden von Zellen, so von Haaren, sich bilden können, und wenden sich demgemäss gegen Kohl[6]), der solche ausgesponnenen Fäden bei Algen in Beziehung zu den Plasmaverbindungen in den Wänden bringt. Schon Bower hatte bemerkt, dass die bei der Plasmolyse entstehenden Fäden in den angrenzenden Zellen einander nicht zu entsprechen brauchen[7]), und für einen Theil der Fäden stellte dies auch Gardiner fest[8]). Andererseits veröffentlichte seiner Zeit schon Naegeli[9]) für *Spirogyra orthospira*, die er mit Zuckerwasser behandelt hatte, ganz ähnliche Bilder wie jetzt Kohl. Denn auch in der Naegeli'schen Figur sieht man die von dem contrahirten Inhalt nach den Wänden verlaufenden Fäden in den angrenzenden Zellen auf einander treffen. Nach den Aussenwänden der Zellen gehen in den Naegeli'schen Figuren solche Fäden nicht ab, und auch Kohl stellt sie für die meisten

1) Arbeiten des botan. Inst. in Würzburg, Bd. III, Heft I, 1884, p. 76 ff.; zuvor schon eine kurze Mittheilung in den Proceedings of the Royal Society, London 1882, No. 222.

2) On Plasmolysis and its bearing upon the Relations between cell wall and Protoplasm, Quarterly Journ. of microscop. Science. Vol. XXIII, 1883, p. 155 ff.

3) So in den Plasmolytischen Studien über die Wand der Vacuolen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVI, 1885, p. 471.

4) Sur la plasmolyse et la membrane plasmique, Journal de Botan., T. XII, 1898, p. 118.

5) l. c., p. 157.

6) Plasmaverbindungen bei Algen, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1891, p. 14.

7) l. c., p. 157.

8) Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, Bd. III, p. 80.

9) l. c., Taf. III, Fig. 5.

Fälle in Abrede. Chodat und Boubier erklären hingegen, dass, wenn man hinlänglich stark plasmolysirende Lösungen anwende, so zwölfprocentige Kalisalpeterlösung, auch zahlreiche seitliche Fäden entstehen. Man sehe sie an der Seitenwand in kleinen Scheiben endigen, „die wahrscheinlich einer Ektoplasmaschicht anhaften, die an der Wandung zurückblieb". — Der Widerspruch löst sich, wenn man die seiner Zeit von Gardiner bereits gemachte Angabe berücksichtigt, dass die bei der Plasmolyse ausgesponnenen Fäden sowohl an freien Stellen der Zellwand wie auch an Plasmodesmen münden. Es gäbe auch keine Mittel, um die einen Fäden von den andern zu unterscheiden[1]). In dem Falle von *Spirogyra* lässt sich aber aus dem Vergleich der Beobachtungen schliessen, dass im Anschluss an Plasmodesmen Fäden leichter ausgesponnen werden als an den freien Wandtheilen, und dass man daher bei der Plasmolyse solche einander in den angrenzenden Zellen correspondirende Fäden leichter erhält als andere. — Chodat und Boubier fanden, dass durch Steigerung der Concentration der plasmolysirenden Lösung die Fadenbildung an den Protoplasten gefördert wird[2]). Gardiner[3]) hatte hingegen beobachtet, dass bei grösserem Gehalt an Kochsalz der von ihm bereiteten Lösung die Protoplasten mit zum Theil dickeren Strängen an der Wand haften bleiben, und dass die Bildung der feinen Fäden durch verdünntere Lösungen gefördert wird. Jene Wirkung der concentrirteren Lösungen mochte Gardiner auf eine theilweise Gerinnung des Protoplasmas zurückführen. Bei der Salpeterlösung, die ich anwandte, pflegten die Fadenbildungen sich, ähnlich wie bei Chodat und Boubier, erst mit steigender Concentration einzustellen. Ganz besonders prägnant liess sich das an den Blättern von *Mnium affine* verfolgen, wo bei der Einwirkung von fünf- bis siebenprocentiger Salpeterlösung der Rücktritt der Protoplasten von den Wandungen erst nach geraumer Zeit beginnt und sich mit glatten Umrissen vollzieht, während mit zwölfprocentigen Lösungen rascher Rücktritt mit schönster Fadenbildung zu beobachten ist. Ganz ähnliche Resultate ergab die Plasmolysirung der Prothallien von *Pteris*-Arten und auch der Gewebe zahlreicher höher organisirter Pflanzen, während es unter letzteren auch manche gab, bei welchen ein solcher Einfluss der Concentrationen sich nicht nachweisen

1) Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, l. c., p. 80.

2) l. c., p. 124.

3) l. c., p. 17.

liess. — Wo Fäden bei der Plasmolyse ausgesponnen werden, ziehen sie sich weiterhin auf die Protoplasten zurück, können aber auch durchrissen werden und mit ihrem äusseren Theile auf die Zellwand zurückziehen, um dort grössere oder kleinere Schleimtröpfchen zu bilden. An den Prothallien ist zugleich leicht festzustellen, dass Plasmafäden auch nach den freien Aussenwänden gehen, also unmöglich nur nach Plasmodesmen führen können, hierzu wäre auch, wie Gardiner schon bemerkte[1]), ihre Zahl zu gross. — Chodat und Boubier schliessen aus der Fadenbildung auf eine klebrige Beschaffenheit der Hautschicht. Damit bringen sie auch die Fäden in ausschliessliche Beziehung zur Hautschicht, was meiner Ansicht nach nicht zutrifft. In dem Titel des Chodat-Boubier'schen Aufsatzes figurirt, was hier zunächst vorausgeschickt werde, die Hautschicht als „membrane plasmique", während weiterhin die Bezeichnung „Ektoplasme" für sie gebraucht wird. In Wirklichkeit fehlt es noch an einer allgemein acceptirten internationalen Bezeichnung für Hautschicht, die daher auch in englischen Werken häufig mit dem deutschen Namen angeführt wird. Ich möchte hier daher für Hautschicht die Benennung „Plasmoderma" vorschlagen. Das ist eine einfache Uebersetzung des deutschen Wortes, die nichts über die Natur jener Schicht aussagt, die ich, ihrem Verhalten nach, zu dem Kinoplasma zähle. Auf die viscosen Eigenschaften der Hautschicht wird aus dem zur Fadenbildung führenden Anhaften der Protoplasten an der Zellhaut geschlossen. Ohne diese Eigenschaft der Hautschicht in Abrede stellen zu wollen, muss ich nochmals darauf hinweisen, dass sich diese Eigenschaft häufig erst bei Anwendung stärker plasmolysirender Lösungen kundgiebt und somit deren Wirkung zugeschrieben werden könnte. Mit schwächeren Lösungen lassen sich, wie wir sehen, in dem gleichen Falle oft glatte Ablösungen erlangen. Also könnte Wasserentziehung die Viscosität der Hautschicht bedingen, beziehungsweise das stärkere Anhaften dieser Hautschicht an der Zellwandung veranlassen. Was in Gestalt von Fäden beim Rückzug der plasmolysirten Protoplasten ausgesponnen wird, ist andererseits unbedingt nicht Hautschicht allein. Vielmehr nimmt die Grundsubstanz des sogenannten Körnerplasma, das vorwiegend aus Trophoplasma besteht, an dieser Fadenbildung Theil. Nicht selten ist ein solcher Faden merklich dicker, ja viel dicker als die Hautschicht, so dass diese allein ihn in solcher

1) l. c., p. 80.

Dicke nicht erzeugen könnte; unter Umständen schliesst ein solcher Faden sogar körnige Bildungen ein. Es kann sogar bei *Mnium* vorkommen, dass einzelne Chlorophyllkörner in ihn gerathen und eventuell dann auch an der Zellwandung zurückbleiben, während ein feiner Faden zwischen der sie umschliessenden und der zurückweichenden Plasmamasse ausgebildet wird. Viel häufiger ist zu beobachten, dass eine merkliche Plasmapartie, die nur kleine Körnchen führt, an der Wandung verharrt, und ein zarter Faden von ihr aus nach dem contrahirten Protoplasten führt. Vorwiegend sind es die Tüpfel, an welchen solche peripherische Plasmapartien haften bleiben.

Das Ausspinnen von Plasmafäden bei Plasmolyse auch an Aussenwänden beweist, wie schon betont wurde, dass diese Plasmafäden nicht durchweg mit Plasmodesmen zusammenhängen. Hieraus geht andererseits aber auch nicht hervor, dass alle Plasmafäden bei Plasmolyse unabhängig von den Plasmodesmen sein sollten. Das letztere suchten Chodat und Boubier zu erweisen. Ich überzeugte mich hingegen auf das bestimmteste, dass ein Theil der Plasmafäden der Plasmolyse thatsächlich an die Plasmodesmen, beziehungsweise an Schliesshäute, welche solche führen, ansetzt, während die Mehrzahl beliebigen Stellen der Zellwand anhaftet. Sicherzustellen war dieses Verhalten aber erst mit Zuhilfenahme derselben Mittel, die zum Nachweis der Plasmodesmen dienen. Ich brachte Blätter von *Mnium affine* in etwa 12proc. Kalisalpeterlösung, stellte den Augenblick direct fest, in welchem die Plasmolyse mit Ausspinnung von Fäden erfolgt war, und fixirte mit Osmiumsäure. Dann folgte die Quellung in Schwefelsäure und eventuell auch Färbung mit Pyoktanin. Die Einwirkung der Schwefelsäure musste an so plasmolysirten Objecten besonders lange fortgesetzt werden. Es machte den Eindruck, als sei durch die Salpeterlösung die Quellbarkeit der Wandungen etwas herabgesetzt worden. Ausser den direct controllirten Blättern wurden auch andere, nachdem sie eine halbe bis zwei Stunden in 10-, 12- oder 15proc. Salpeterlösung verweilt hatten, fixirt und entsprechend weiter behandelt. Es stellte sich heraus, was eben schon vorausgeschickt wurde, dass die in entsprechend concentrirten Salpeterlösungen bei der Plasmolyse ausgesponnenen Plasmafäden zum Theil an beliebige Stellen der Wandung, zum Theil an die Plasmodesmen der Tüpfel ansetzen. Die von Tüpfeln ausgehenden, zeichnen sich vielfach durch grössere Dicke aus. Das ist im besonderen der

Fall, wenn ein einziger Plasmafaden an der Schliesshaut entspringt, also alle die dort vertretenen Plasmodesmen vereinigt. Es kann aber auch, und das ist der gewöhnliche Fall, eine grössere Anzahl von Plasmafäden einer Schliesshaut anhaften, jeder für sich ein einzelnes Plasmodesma fortsetzen. Die von Plasmodesmen ausgehenden Fäden halten länger als die anderen aus, im besonderen auch dann, wenn sie als dickere Stränge von der ganzen Schliesshaut ausgehen. Die Untersuchung des entsprechend behandelten Materials lehrte zugleich, dass bei anhaltender Plasmolyse die Plasmodesmen aus den Membranporen fast stets hervorgezogen werden. Nur stellenweise reisst der Plasmafaden ab und bleibt die Plasmaverbindung in der Schliesshaut stecken, ebenso wie auch die an der übrigen Wandung haftenden Plasmafäden durchreissen können und ihren äusseren Theil dort als Plasmatröpfchen zurücklassen. Grössere Plasmatröpfchen sind oft an einem Tüpfel zu beobachten. Sie erscheinen dort in die Zellwand dann gleichsam versenkt. Entweder ist ein solcher Tropfen nur auf der einen Seite oder zu beiden Seiten einer Schliesshaut zu sehen. Wo derartige Plasmamassen am Tüpfel verblieben, wurden auch die Plasmaverbindungen nicht hervorgezogen. Um einige der hier gemachten Angaben zu illustriren, füge ich entsprechende Figuren bei. Sie wurden der Mehrzahl nach einem und demselben Präparate entnommen, das besonders schön die Plasmodesmen zeigte und von einem Blatte herrührte, dessen Plasmolyse bis zu dem Stadium gediehen war, in welchem der Hauptsache nach nur noch die an Plasmodesmen anschliessenden Plasmafäden fortbestanden. So führt unsere Fig. 51, Taf. XV eine Zellwand vor, von der die angrenzenden Protoplasten nur wenig zurückgewichen waren, dabei die Plasmodesmen hervorzogen, ohne Fäden au ihrer Ansatzstelle auszuspinnen. In dem Fall der Fig. 54, Taf. XV waren die Plasmodesmen innerhalb der Wand verblieben. Der Protoplast der einen Zelle wich von dieser Wand nicht zurück, und seine Verbindung mit den Plasmodesmen erlitt keine Unterbrechung. Der andere Protoplast löste sich von dieser Wand ab, liess aber in ihr die Plasmodesmen zurück. Mit einem Plasmodesma hängt er durch einen ausgesponnenen Faden zusammen. In Fig. 53, Taf. XV ist ein Theil der Plasmodesmen in einer Schliesshaut verblieben und hängt durch Plasmafäden mit dem contrahirten Protoplasten zusammen. In der Wand der Fig. 52, Taf. XV blieben endlich die Plasmodesmen an der einen Seite der Mittellamelle in der Wandung

zurück, an der anderen waren sie hervorgezogen. Dieser Fall ist besonders belehrend, weil er auch sich für die Vorstellung verwerthen lässt, dass die von den angrenzenden Zellen entsandten Plasmodesmen nicht eine Einheit darstellen, vielmehr innerhalb der Mittellamelle mit ihren Enden nur aufeinander stossen und dort sich innig vereinigen.

Dass Plasmodesmen bei der Plasmolyse eingezogen werden können, darüber fand ich in der bisherigen Literatur nur eine einzige bestimmt gehaltene Angabe. Gardiner schreibt[1]): „Es leuchtet ein, dass bei Plasmolyse die perforirenden Fäden der Zellwände oder Tüpfel dazu neigen müssen, aus ihren Kanälen gezogen zu werden, und es liegt kein Grund vor, dass ein aus einem solchen Faden kommender Strang anders erscheine als jene, welche von der übrigen unperforirten Wandung verlaufen.“ Anderweitig gestützt finde ich diese Angabe nicht.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie die Untersuchung von *Mnium* führten mich auch die mit *Viscum* ausgeführten Versuche. Um in den Blättern dieser Pflanze entsprechende Plasmolyse mit Fadenbildung zu erlangen, mussten Salpeterlösungen von noch höherer Concentration angewandt werden. In kleine Stücke zerlegte Blätter von *Viscum* verweilten zu diesem Zwecke bis zwei Stunden lang in Lösungen von verschiedener Stärke. Erst in 20proc. Lösung war Plasmolyse mit Fadenbildung annähernd constant in den meisten Geweben zu erzielen. Wo die Contraction, wie in schwächeren Lösungen, sich glatt vollzog, waren die Plasmodesmen aus den Zellwänden entfernt. Bei Contraction mit Fadenbildung pflegten die ausgesponnenen Fäden vielfach zu durchreissen und ihr an der Wandung verbliebener Theil sich zu je einem kleinen Plasmatröpfchen zusammen zu ballen. Solche Wände erschienen mit zahlreichen Körnchen besetzt. Die Einziehung der Plasmodesmen konnte alsdann unterblieben sein, so dass man sie stellenweise in Verbindung mit den Plasmakörnchen in den Wänden fand, doch aber auch an vielen Orten vergeblich nach ihnen suchte. Die nach der Durchreissung auf die Wandungen zurückgezogenen Theile von Plasmafäden haben die Angaben von Chodat und Boubier veranlasst, dass unter Umständen „wechselnde Mengen von »Ektoplasma« an der Wandung haften bleiben“[2]).

1) Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, l. c., p. 80.

2) l. c., p. 128 u. a. m.

Nach dem hier Mitgetheilten bleibt kein Grund mehr zu der Annahme, dass die an den Querwänden der Fadenalgen bei der Plasmolyse aufeinander treffenden, von Kohl beobachteten Plasmafäden nicht wirklich mit Plasmodesmen in Verbindung ständen. Chodat und Boubier citiren übrigens auch selber eine der Rinde des Blattstiels von *Marattia Brogniartii* entstammende, von Poirault[1]) veröffentlichte Figur, die eine Zelle darstellt, deren contrahirter Inhalt durch zahlreiche feine Fäden einerseits mit der Zellwandung, andererseits mit den Plasmodesmen, welche die ganze Dicke der Wand durchsetzen, zusammenhängt und ausserdem auch stärkere Fäden aufweist, die nach den Schliesshäuten der Tüpfel führen.

De Vries hatte seiner Zeit angegeben[2]), dass das Leben einer Zelle durch Plasmolyse an sich nicht gefährdet werde, wenn man diese rechtzeitig wieder rückgängig macht. Pflanzentheile, die 1 bis $2^3/_4$ Stunden in 10proc. Kalisalpeterlösung, oder auch in gleich starker Kochsalzlösung „völlig plasmolytisch geworden waren", konnten beim Auswaschen nicht nur ihre frühere Länge wieder annehmen, sondern nachher sich durch Wachsthum noch weiter verlängern. So schloss de Vries aus seinen Versuchen, dass das Ablösen des Plasmas von der Zellwand keine nachtheiligen Folgen zu haben brauche. Der Druck des Zellsaftes nach der Plasmolyse genüge vollständig, „um den plasmatischen Wandbeleg wieder so dicht an die Zellhaut anzudrücken, dass Wachsthum, Athmung, und damit wohl alle Lebensfunctionen, in völlig normaler Weise vor sich gehen".

Da meine Untersuchungen gezeigt hatten, dass bei Plasmolyse die meisten Plasmodesmen eingezogen werden, ein Theil auch abreisst, so fragte es sich, wie die de Vries'schen Angaben mit diesen Befunden zu vereinigen seien. Entweder musste angenommen werden, dass plasmolysirte Pflanzentheile nach dem Auswaschen trotz unterbrochener Plasmaverbindung wachsen können, oder dass dieses Wachsthum sich einstellt, weil die Plasmodesmen wieder regenerirt werden, oder endlich, dass die weiterwachsenden Theile in de Vries Versuchen nicht oder nur unvollständig plasmolysirt waren.

1) Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires, Ann. d. sc. nat. Botan., VII sér., Bd. XVIII, 1893, p. 212.

2) Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung, 1877, p. 64.



Zunächst stellte ich einige Versuche mit *Mnium* an, um in einer leicht zu controllirenden Weise mich zu überzeugen, wie weit plasmolysirte und wieder ausgewaschene Zellen lebensfähig bleiben und ob sie befähigt sind, ihre Plasmodesmen zu regeneriren. Zu diesem Zwecke wurden grössere Rasen dieser Pflänzchen in Glasdosen von 12 cm Höhe und 20 cm Durchmesser in solcher Menge eingesetzt, dass sie die Gefässe füllten. Dann entnahm ich kleinere Rasen der Gruppe und plasmolysirte sie in 10- oder 15proc. Salpeterlösungen. Den Grad der Plasmolyse controllirte ich an einzelnen Blättern mikroskopisch. War der erwünschte Zustand einer völligen Ablösung der Protoplasten von den Wänden erreicht, so wusch ich die Pflänzchen langsam wieder aus und setzte sie in ihre vorhergehende Stellung innerhalb des grossen Rasens ein. Das Gefäss blieb mit einer Glassscheibe bedeckt an einem kühlen beschatteten Orte stehen. Die Pflänzchen zeigten nach dem Auswaschen ihr normales Aussehen und behielten es auch bei. Selbst nach 14 Tagen sah die Mehrzahl noch gesund aus, nur fiel es auf, dass, wenn man solche Pflänzchen mit anderen, die nicht plasmolysirt worden waren, zugleich aus den Gefässen nahm, um sie zu untersuchen, sie wesentlich rascher als letztere an der Luft austrockneten. Vom 3. bis zum 14. Tage liess ich Blätter solcher Pflänzchen in üblicher Weise fixiren und weiter behandeln, um sie auf Plasmodesmen zu prüfen. Es zeigte sich ganz übereinstimmend, dass die Plasmodesmen bei *Mnium*, nachdem sie einmal eingezogen oder abgerissen wurden, eine Regeneration nicht erfahren. Nur an vereinzelten Stellen liessen sie sich nachweisen, und ich konnte dann annehmen, dass es Stellen seien, an welchen bei der Plasmolyse die Protoplasten sich von der Zellwandung nicht losgelöst hatten. Auffällig war es mir, dass bei allen vorgenommenen Fixirungen, ob mit Osmiumsäure, Pikrinschwefelsäure oder Jodtinctur, die Protoplasten jetzt contrahirt waren, während sie doch, der Zellwand angeschmiegt, in das Fixirungsmittel gelangten. Das erweckte die Vorstellung, dass die Trennung der Protoplasten von der Wand sich in solchen Pflänzchen leichter vollziehe. Ich sah mich demgemäss veranlasst, zu versuchen, ob nicht eine zweite Plasmolyse dieser Pflänzchen in Salpeterlösungen sich rascher als die erste würde erlangen lassen. Das geschieht in der That und liefert damit einen weiteren Beweis dafür, dass die Plasmodesmen fehlen. Ich operirte einerseits mit Pflänzchen, die bei der ersten Plasmolyse eine Stunde lang in 15proc., andererseits mit solchen,

die zwei Stunden in 10proc. Salpeterlösung verweilt hatten. Bei ersteren war bei der ursprünglichen Plasmolyse eine merkliche Contraction der Protoplasten erst nach ca. einer Viertelstunde zu constatiren, völlig plasmolysirt zeigten sie sich erst nach drei Viertelstunden; eine Viertelstunde später hatte ich mit dem langsamen Auswaschen der Salzlösung begonnen. Als ich diese Pflänzchen nach drei Tagen untersuchte, fand ich in der grossen Mehrzahl der Blätter die Protoplasten in Contact mit den Zellwänden. Nur einzelne Blätter hatten durchgehends gelitten und contrahirte Protoplasten behalten; in vielen anderen waren es nur einzelne Zellen oder Abschnitte, die ein solches Verhalten zeigten. Zur Beobachtung der zweiten Plasmolyse wählte ich nur solche Blätter dieser Pflänzchen aus, in welchen contrahirte Protoplasten ganz fehlten. Das Blatt wurde erst in Wasser untersucht und so sein Aussehen geprüft, dann erst in 15proc. Salpeterlösung übertragen. In demselben Augenblick, wo dies geschah, begann auch der Rückzug der Protoplasten von den Wänden und war wenige Minuten später eben so weit gediehen, wie bei der ersten Plasmolyse nach etwa drei Viertelstunden. Dabei zeigten die Protoplasten von Anfang an glatte, abgerundete Umrisse und nahmen schliesslich, so weit der Zellraum es zuliess, fast kugelige Gestalt an. Also ging augenscheinlich die Trennung von den Wänden jetzt viel leichter von statten. Nur hier und da sah man einen vereinzelten Plasmafaden, der zwischen einem Protoplasten und einer Zellwand ausgesponnen worden war und noch seltener zeigten sich mehrere solcher Fäden in einer Zelle. Sie führten ganz vorwiegend nach den Tüpfeln und mochten solchen Schliesshäuten anhaften, in welchen wir die Erhaltung der ursprünglichen Plasmodesmen auch mit Fixirungsmitteln hatten nachweisen können. Fast eben so rasch wie mit 15proc. Salpeterlösung vollzog sich in den Blättern dieser Pflänzchen die Plasmolyse auch mit 10proc. Mit 5proc. Lösung war sie hingegen nur in einzelnen Blättern, die weniger lebensfrisch erschienen, und auch in diesen meist nur stellenweise, zu erreichen. — Jene Pflanzen, die bei ihrer ersten Plasmolysirung der Einwirkung von nur 10proc. Salpeterlösung ausgesetzt worden waren, mussten damals über 1 $^1/_2$ Stunden in solcher Lösung verweilen, um volle Plasmolyse zu erreichen. Auch in diesen Pflanzen trat die Plasmolyse jetzt in 10proc. Salpeterlösung sofort ein. In 5proc. Lösung verhielten sie sich ebenso wie die vorhergehenden.

Nicht uninteressant ist es jedenfalls zu constatiren, dass *Mnium*-Blätter, in welchen durch Plasmolyse der lebendige Zusammenhang der Protoplasten aufgehoben wurde, so lange zu leben vermögen. Erst in der dritten Woche begannen sie zu leiden. Ueberraschend ist freilich diese Thatsache an sich nicht, da schon Klebs[1]) fand, dass in plasmolysirten *Funaria*-Blättern, die in solchem Zustand dauernd erhalten wurden, selbst kernlose Plasmastücke, die in langgestreckten Zellen der Blattbasis von den kernhaltigen Theilen sich abgeschnürt hatten, bis sechs Wochen lang am Leben blieben.

Für *Mnium*-Blätter war durch meine Versuche hiermit erwiesen, dass bei Plasmolyse die Plasmodesmen eingezogen, stellenweise auch abgerissen werden, und dass ihre Regeneration nicht erfolgt, auch wenn die Protoplasten beim Auswaschen der Salzlösung sich ausdehnen und den Zellwänden wieder fest anschmiegen. Dass auch bei höher organisirten Pflanzen die eingezogenen Protoplasten nicht wieder ersetzt werden, ging aus allen meinen anderweitigen Untersuchungen ebenfalls hervor; eine auffällige Beschleunigung der zweiten Plasmolyse zu erzielen gelang mir dessenungeachtet dort nicht. Dem mögen andere Ursachen entgegenwirken. Einen um so grösseren Werth musste für mich das so überaus prägnante Verhalten von *Mnium* gewinnen, das jede andre Deutung als die gegebene ausschloss. Für die höher organisirten Pflanzen möchte ich demgemäss nur hinzufügen, dass es mir bei deren zweiter Plasmolyse niemals gelang, eine solche Ausspinnung feiner Fäden wie bei der ersten zu beobachten, ein Verhalten, das auf Grund der an *Mnium* gemachten Erfahrungen sich unschwer begreifen lässt. Wie bei *Mnium* konnte ich auch in den Geweben höher organisirter Pflanzen vielfach constatiren, dass die Plasmolyse an sich, wenn sie nicht von zu langer Dauer war und nicht mit zu concentrirten Salzlösungen vorgenommen wurde, dem Zellleib nicht unmittelbar zu schaden brauchte. Plasmolysirte und mit Vorsicht ausgewaschene Stengel der durchscheinenden *Impatiens parviflora* konnten ein durchaus normales Aussehen ihrer Protoplasten zeigen und sich einige Tage lang bei einer zweiten Plasmolyse annähernd normal verhalten, während sie doch weiterhin Veränderungen erfuhren, bald zu leiden begannen und

1) Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle, Untersuchungen aus dem botan. Inst. zu Tübingen, Bd. II, 1886—88, p. 555.

dann verhältnissmässig rasch abstarben. Um die grössere Empfindlichkeit der höher organisirten Pflanzen zu schonen, habe ich vielfach bei Ausführung der ersten Plasmolyse die Concentration der Salzlösung allmählich gesteigert. Es zeigte sich aber, dass diese Vorsichtsmaassregel nicht von wesentlicher Tragweite war. Wichtiger schon war es, das Auswaschen vorsichtig vorzunehmen und nur ganz allmählich die angewandte Salzlösung zu verdünnen. — Wesentlich empfindlicher noch als die Sprosse der höher organisirten Pflanzen zeigten sich ihre Wurzeln. Diese ihre Empfindlichkeit hatte sich schon aus den von Reinhardt[1]) angestellten Versuchen ergeben. Wurzeln von *Vicia Faba*, die ich selbst, ohne sie von der Keimpflanze zu trennen, eine Stunde lang in 10proc. Salpeterlösung tauchte, dann nach voller Erschlaffung, und nach Feststellung der Plasmolyse an Controllexemplaren, in Wasser vorsichtig auswusch, wuchsen, trotzdem sie ihren Turgor zurückerlangt hatten, nicht mehr und gingen regelmässig nach wenigen Tagen zu Grunde. Für Wurzeln der Keimpflanzen von *Urtica dioica* und von *Sinapis alba* stellte sich die gleiche Erscheinung schon ein, wenn sie eine Stunde lang in 5proc. Salpeterlösung getaucht wurden. Es schien, als wenn eine Zelle um so leichter durch Plasmolyse leide, je saftreicher sie ist.

Damit dürfte, abgesehen von andern, noch zu berührenden Ursachen es zusammenhängen, dass, wie Reinhardt schon fand, die embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte die Einwirkungen plasmolysirender Lösungen wesentlich besser ertragen. Wurzeln von *Vicia Faba* eine halbe Stunde lang in 5proc. Salpetersäure getaucht, ihres Turgors beraubt, dann ausgewaschen, blieben auch in ihren älteren Theilen am Leben, zeigten dort auch wohl noch stellenweise schwaches Wachsthum, das aber abnorm erfolgte und mit Torsionen verbunden war. Reinhardt hat ähnliche Erscheinungen an Wurzeln von Keimlingen beobachtet, an Stellen an welchen er zuvor in der Epidermis die Plasmolyse constatirt hatte[2]). Meine Beobachtung lehrte mich, das an solcher Stelle die Plasmolyse der inneren Gewebe unterblieben oder sehr ungleichmässig erfolgt war, wie denn auch Reinhardt das ungleiche Verhalten einzelner Zellen und Gewebe an solchen Orten feststellen konnte. — Ganz ähnliche Be-

---

1) Plasmolytische Studien zur Kenntniss des Wachsthums der Zellmembran. Festschrift für Schwendener, 1899, p. 430.

2) l. c., p. 434.

obachtungen sind auch an jedem Stengel zu machen. Selbst an den Blättern hatte Gravis[1]) bei *Tradescantia virginica* schon festgestellt, dass zur Plasmolyse der einzelnen Zellenarten Salpeterlösungen verschiedener Concentration gehören. In ausgewachsenen Blättern von *Tradescantia virginica*, reichte, nach seiner Angabe, eine 2 proc. Lösung aus, um die Epidermiszellen zu plasmolysiren, während die Concentration der Lösung unter Umständen bis auf 7 und 8% gesteigert werden musste, um denselben Erfolg bei den Schliesszellen der Spaltöffnungen zu erzielen, eine 5proc. Lösung für die Plasmolyse der grossen chlorophyllarmen und eine 8 bis 20proc. für jene der kleinen chlorophyllreichen Mesophyllzellen nothwendig war. — An den Sprossen von *Tradescantia viridis*, die ich in 10 bis 15proc. Salpeterlösung untergetaucht hielt, pflegten die Blätter um etwa die Hälfte der Zeit schneller als die basalen Theile der Internodien schlaff zu werden. Abgeschnittene, frei auf den Tisch gelegte Sprosse zeigten sich selbst nach zwei Tagen noch völlig turgescent. — Da de Vries[1]) seiner Zeit gerade für die violette Oberhaut der Blätter der *Tradescantia discolor* hervorgehoben hatte, dass sie gegen Verdünnung der plasmolysirenden Lösung sehr empfindlich sei, so wurde bei der Aufhebung der Plasmolyse an unserem Objecte äusserst vorsichtig verfahren. Wir verdünnten die Salpeterlösung nur ganz allmählich, so dass drei bis vier Stunden vergingen, bevor diese durch reines Wasser ersetzt war. Nach der bisherigen Erfahrung hätte durch dieses Verfahren unser Zweck, die Plasmolyse ohne Schädigung der Protoplasten rückgängig zu machen, erreicht werden müssen.

Reinhardt war im Gegensatz zu de Vries bei seinen Untersuchungen zu dem Ergebniss gelangt, dass eine Trennung der Protoplasten von wachsenden Zellwänden für diese schädlich sei. Der schädigende Einfluss macht sich nach ihm geltend auch an den Aussenwänden von Haaren, von einzelligen Algen, von Algenfäden und Hyphen also für Membranflächen, in welchen Plasmaverbindungen nicht vorhanden sind. Die Auffassung Reinhardt's geht dahin, dass die Schädigung durch die Unterbrechung der intimen Wechselbeziehung zwischen der Hautschicht der Protoplasten

1) Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica*, Memoires couronnés et Mémoires des savants étrangers publiés par l'Acad. Roy. de Belgique, T. LVII, 1898. Sonder-Abzug p. 185.

2) Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVI, 1885, p. 531.

und der wachsenden Zellhaut bedingt sei[1]). Die Plasmolyse wirke daher um so nachtheiliger, je lebhafter das Wachsthum einer Zellwandung sich vollzieht. Bei sehr schnellem Wachsthum habe Plasmolyse daher den Tod der Zelle zur Folge, bei etwas langsamerem erlösche nur das Wachsthum der Membran, die Zelle bleibt lebend, denn das Plasma hat sich ungefährdet von der Membran trennen können. War die Verbindung eine noch losere, so erfolgen Neubildungen, oder das Wachsthum wird auch an einzelnen Stellen in unregelmässiger Weise fortgesetzt. Jüngste Zellen der Vegetationspunkte vertragen, wie Reinhardt[2]) fand, und ich bestätigen kann, den Aufenthalt in Lösungen, welche alle älteren Zellen stark plasmolysiren, oft auffallend gut. Eine Trennung der Protoplasten von den Wandungen erfolgt in solchen Zellen nicht, weil sie keinen Saftraum haben, ihre Grössenabnahme daher in den plasmolysirenden Lösungen eine sehr geringe ist, einer solchen Grössenabnahme die sehr dehnbaren Wände des meristematischen Gewebes aber folgen können. Daher die Vegetationspunkte aus diesem und den zuvor schon erörterten Gründen sich vielfach resistenzfähiger als die angrenzenden Gewebe zeigen.

Als meine Untersuchungen ergeben hatten, dass bei Plasmolyse die Plasmaverbindungen mehr oder weniger vollständig eingezogen werden, und dass nach aufgehobener Plasmolyse ihre Regeneration nicht erfolgt, lag es mir nahe zu versuchen, ob nicht mit Hilfe der Plasmolyse auch ein experimenteller Aufschluss über die Function der Plasmaverbindungen zu erlangen sei. Nach näherem Einblick in die Reinhardt'sche Arbeit wurde mir freilich der Erfolg dieser Versuche fraglich. Denn wie sollte im Einzelfall entschieden werden, welchen Antheil an dem Ergebniss die Einziehung der Plasmodesmen und welchen die durch den Rückzug des Protoplasten veranlasste Schädigung der Zellwände habe. Da, wie wir schon erwähnten, die Reinhardt'schen Versuche gezeigt hatten, dass auch freie Aussenwände wachsender Zellen bei der Plasmolyse leiden, so konnte auch ein schädigender Einfluss der Plasmolyse auf die Zellwand thatsächlich nicht in Abrede gestellt werden und es galt mit ihm zu rechnen. Damit hörten aber die Ergebnisse der Versuche auf eindeutig zu werden und verloren ihre entscheidende Bedeutung. Es dürfte bei alledem nicht ohne Interesse sein, über einige derselben zu berichten.

---

1) l. c., p. 462.
2) l. c., p. 432.

Im Falle den Plasmodesmen eine maassgebende Bedeutung bei der Reizübertragung zukommt, musste man erwarten, dass Reizkrümmungen irgend welcher Art an plasmolysirenden Pflanzentheilen, die durch Auswaschen ihren Turgor zurück erlangten, da sie ihre Plasmodesmen nicht zu regeneriren vermögen, unterbleiben würden. Im Besondern liess sich das für die geotropische Krümmung der Wurzeln annehmen, bei welcher der Reiz von der Spitze aufgenommen und zu den die Bewegung ausführenden Theilen fortgeleitet wird. Von den mit den Wurzeln der Keimpflanzen von *Vicia Faba* ausgeführten Versuchen will ich nur zwei anführen:

Eine Anzahl von Keimpflanzen wurden mit den Wurzeln, bis an das Hypokotyl, in 10proc. Salpeterlösung getaucht. An drei kräftigen, völlig geraden Wurzeln hatten wir zuvor die Längen bestimmt, sie betrugen für 1) 6,9, für 2) 8,5, für 3) 8,4 cm. Eine Stunde später maassen die Wurzeln 1) 6,5, 2) 7,7, 3) 8,0 cm. Sie waren völlig schlaff. Nach langsamem Auswaschen kehrte ihr Turgor wieder und sie erlangten annähernd das ursprüngliche Maass zurück: 1) 6,8, 2) 8,3, 3) 8,3 cm. Wir setzten nunmehr die Pflanzen in lockere Erde ein. Die Blumentöpfe, in denen sich die Pflanzen befanden, wurden oben mit Gaze zugebunden, welche durch entsprechende Einschnitte nur die Hypokotyle hervortreten liess. Hierauf legten wir die Töpfe auf die Seite. Zwei Tage später waren die Hypokotyle scharf aufwärts gekrümmt, die aus dem Boden gehobenen Wurzeln gebräunt, schlaff, anscheinend todt. Irgend welche Krümmung war ihrem Absterben nicht vorausgegangen.

Bei einem anderen Versuche mit Keimpflanzen von *Vicia Faba*, wurden vier Wurzeln von der Spitze an bis zu einer markirten Stelle am Grunde des Hypokotyls gemessen. Das ergab: 1) 9,6, 2) 9,5, 3) 8,7, 4) 4,0 cm. Die Plasmolyse nahmen wir diesmal in 5proc. Salpeterlösung vor, und liessen sie nur eine halbe Stunde einwirken. Die Wurzeln maassen hierauf: 1) 9,3, 2) 8,2, 3) 8,4, 4) 3,8 cm. Schnitte durch Controlwurzeln zeigten entweder annähernd gleichmässige Plasmolyse aller Zellen, oder auch ungleiche, besonders ihr Fehlen in einzelnen Geweben des Innern. Die Wurzeln waren schlaff, doch nicht alle in gleichem Maasse. Nach erfolgtem Auswaschen erlangten sie den vollen Turgor wieder, und die gemessenen hatten dabei so gut wie vollständig ihre ursprüngliche Länge wieder zurück erlangt. Die folgenden Manipulationen glichen denen des zuvor geschilderten Versuchs. Zwei Tage später hatten alle Hypokotyle sich kräftig emporgerichtet, die Wurzeln

waren am Leben, ein Theil zeigte sich gekrümmt, ein anderer nicht. Die gekrümmten Wurzeln wiesen Krümmungen nach unbestimmten Richtungen auf. Es lagen thatsächlich nicht geotropische Reizkrümmungen, sondern Torsionen vor. Von den gewonnenen Wurzeln hatten 1) und 4) sich aufwärts gekrümmt, 2) und 3) waren gerade geblieben. Wir brachten die Wurzeln vorsichtig in die Lage zurück, in der sie sich zuvor befanden und untersuchten sie nach zwei weiteren Tagen. Ein Theil der Wurzeln war abgestorben, von den gemessenen die Wurzel 1) in ihrem unteren Abschnitt. Die Wurzel 4), welche vor zwei Tagen eine starke Biegung nach aufwärts zeigte, hatte sich nunmehr an der Spitze einwärts nach dem Hypokotyl zu gekrümmt, und richtete ihr äusserstes Ende dort nach unten. Die Wurzeln von 2) und 3) blieben annähernd gerade; die Länge von 2) betrug jetzt 10, von 3) 8,8 cm, 4) war kaum gewachsen; das Wachsthum von 2) und 3) beschränkte sich fast ausschliesslich auf deren Spitze. — Nach zwei weiteren Tagen war die Wurzel 4) von ihrer Krümmungsstelle aus nach abwärts abgestorben; die Wurzel 3) hatte nur noch um 1 mm an Länge zugenommen und begann sich in ihrem unteren Abschnitt zu bräunen; die Wurzel 2) allein war kräftig geblieben, maass jetzt 12,5 cm und fing, 6 mm von der Spitze entfernt, eine schwache Abwärtskrümmung an. Die Krümmungsstelle lag innerhalb des durch Scheitelwachsthum nach der Plasmolyse hinzugebildeten, durch seine hellere Färbung als solchen kenntlichen Theiles. Nach nochmals zwei Tagen hatte diese Wurzel 12,3 cm Länge erreicht und ihre Abwärtskrümmung wesentlich verstärkt, ohne immerhin mit der Spitze die verticale Lage schon zu erreichen. Gleichzeitig zeigte sich, 2,5 cm von der Spitze, eine zuvor schon angedeutete abnorme Aufwärtskrümmung noch wesentlich verstärkt. Weiterhin schwächte sich diese letztere wieder ab und die Wurzel führte in den fortwachsenden Theilen die Abwärtskrümmung weiter, wobei sie in zwei Tagen wieder um 2 cm an Länge zunahm.

Die plasmolysirten und dann ausgewaschenen Wurzeln von *Vicia Faba* hatten somit in meinen Versuchen normale geotropische Reizkrümmungen in ihren plasmolysirten Theilen nicht ausgeführt. Konnte der Versuch, aus den zuvor angeführten Gründen, auch nicht endgiltig darüber entscheiden, ob das Fehlen der Plasmodesmen schuld an der Erscheinung trage, so war es doch auch nicht im entgegengesetzten Sinne ausgefallen, und dürfte immerhin, mit der vorausgesetzten Einschränkung, für die Function der Plasmodesmen als Reizleiter sprechen.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen führte mich auch die Untersuchung von Sprossen. Dieselben konnten sich unter Umständen sehr widerstandsfähig gegen eine Salpeterlösung, selbst von hoher Concentration, zeigen. Dadurch wurde der Schein erweckt, es sei eine Reizkrümmung auch durch Vermittelung solcher Zellen möglich, die eine Plasmolyse überstanden hatten. Schliesslich stellte sich aber doch in allen Fällen heraus, dass wenn sämmtliche Zellen einer zur Reizkrümmung befähigten Stelle plasmolysirt worden waren, die Reizkrümmung unterblieb.

Ich verfuhr bei diesen Versuchen in der Weise, dass ich die plasmolysirten Sprosse, nach vorsichtigem Auswaschen, in grössere Glasdosen auf feuchtes Fliesspapier legte, und an ihrem Grunde mit Nadeln an einer untergeschobenen Korkplatte befestigte. Stets wurde eine grössere Zahl gleich behandelter Sprosse in dieselbe Glasdose gelegt, daneben ein frischer Spross zum Vergleich in gleicher Lage und Befestigung untergebracht. In manchen Fällen gelangten die zu plasmolysirenden Sprosse zunächst in eine schwache Salzlösung, deren Concentration allmählich gesteigert wurde; meist benutzte ich hingegen gleich die starke Lösung. Zur Verwendung kamen im besonderen Sprosse von *Hippuris vulgaris*, von *Impatiens parviflora*, von *Tradescantia viridis*, Halme von *Alopecurus pratensis*, Blüthenschäfte von *Taraxacum officinale*.

Das übereinstimmende Ergebniss aller dieser Versuche war, dass eine geotropische Reizkrümmung nicht erfolgte, wenn nachweisbar der sonst reagirende Theil in allen seinen Theilen plasmolysirt worden war und diese Plasmolyse zu einer allgemein nachweisbaren Lostrennung der Protoplasten von den Zellwänden und damit zur Aufhebung ihrer plasmodesmatischen Verbindung geführt hatte. Blieben innere, beziehungsweise geschütztere Gewebetheile der Plasmolyse entzogen, so vollzog sich die geotropische Reizkrümmung, nur stellte sie sich später ein, vollzog sich weit langsamer und erreichte meist nicht diejenige Amplitude wie an den Vergleichsexemplaren. Alle Zellen, welche plasmolysirt worden waren, starben schliesslich ab, doch konnte ihr Tod an besonders resistenten Objecten, so beispielsweise den Stengeltheilen von *Tradescantia viridis*, erst nach Wochen erfolgen. Manche Objecte, wie beispielsweise die Blüthenschäfte von *Taraxacum* starben, soweit sie plasmolysirt worden waren, hingegen sehr rasch ab. Das Absterben zeigte sich durch die Bräunung der betreffenden Stellen schon äusserlich an.

Meinen Notizen entnehme ich noch im besondern:

Hippuris vulgaris. Vier junge Pflanzen auf 15 cm Länge zugeschnitten, 5 Stunden in 20proc. Salpeterlösung, schlaff, annähernd übereinstimmend auf 14 cm verkürzt, dann durch langsame Verdünnung der Lösung im Laufe von 3 Stunden ausgewaschen, wieder turgescent und annähernd 15 cm lang. Die Vergleichspflanze am nächsten Tage stark geotropisch aufwärts gekrümmt, von den Versuchspflanzen nur zwei ein wenig. An diesen die Krümmung am nächsten Tage etwas stärker, dann unverändert; die beiden andern Pflanzen schon erschlaffend, augenscheinlich im Absterben begriffen.

Hippuris vulgaris. Vier junge Pflanzen auf 15 cm zugeschnitten; 23 Stunden in 10proc. Salpeterlösung; auf ca. 14½ cm verkürzt; entsprechend ausgewaschen. Zwei Tage später alle vier Exemplare turgescent, zwei davon besonders gut aussehend, alle ungekrümmt. Am nächsten, also dritten Tage, zwei Exemplare noch turgescent in ihrer ganzen Länge, zwei nur noch an den oberen Enden; alle ungekrümmt.

Hippuris vulgaris. Vier junge Pflanzen 15 cm lang; 23 Stunden in 15proc. Salpeterlösung; drei auf 14,4 cm, das kräftigste Exemplar auf 14 cm verkürzt; entsprechend ausgewaschen; keine Krümmung; zwei Tage später die Pflanzen schlaff, nach zwei weiteren Tagen etwas gebräunt; an den Orten, wo sonst die stärkste Krümmung sich vollzieht, ganz abgestorben.

Die mikroskopische Untersuchung der in den Salpeterlösungen befindlichen Exemplare von *Hippuris* lehrte, dass eine vollständige Plasmolyse auch der inneren Gewebe in 10proc. Lösung erst nach ca. 20 Stunden vollzogen war.

Impatiens parviflora. Für junge 12 bis 15 cm hohe Pflanzen, welche ihr Epikotyl bereits gestreckt hatten und ausser den Kotyledonen zwei bis vier ausgebildete Blätter trugen, reichte ein einstündiger Aufenthalt in 10proc. Lösung meist schon aus, um an der Mehrzahl der Exemplare durchgehende Plasmolyse zu bewirken. An solchen Exemplaren blieb die Aufwärtskrümmung aus, während sie sich an andern, in mehr oder weniger geschwächter Weise, im Epikotyl noch vollzog. So führten in einem gegebenen Falle von acht Exemplaren zwei die Krümmung aus. Das Vergleichsexemplar reagirte weit stärker. Dieses Ergebniss änderte sich nicht wesentlich, wenn die Pflänzchen, mit halbstündlichem Wechsel, aus einer 2½proc. Lösung in eine 5proc., dann 7½proc., dann erst 10proc. gelangten. Hingegen stellte sich, wenn auch noch verlangsamt, die

Reizkrümmung bei den meisten Pflänzchen ein, die nur eine halbe Stunde in 10proc. Lösung verweilt hatten. Dann war aber, wie die directe Untersuchung zeigte, die Plasmolyse auch nicht bis in die innersten Stengeltheile vorgedrungen. Andererseits reichte ein zweistündiger Aufenthalt in einer 20proc. Salpeterlösung aus, um bei allen benutzten Pflänzchen die Reizkrümmung auszuschliessen.

Alopecurus pratensis. In 10proc. Salpeterlösung $14\frac{1}{2}$ Stunden lang gehaltene, dann ausgewaschene Halme konnten die Reizkrümmung an allen ihren Knoten noch ausführen. Ebenso reichte eine 15proc. Salpeterlösung in der gleichen Zeit nicht aus, um den Knoten die Fähigkeit zur Reizkrümmung zu rauben. Hingegen war dieses Ergebniss in der gleichen Zeit, wenn auch nicht an allen Exemplaren und Knoten, mit einer 20proc. Salpeterlösung zu erreichen. Von vier Halmstücken, die so behandelt worden waren, zeigte sich eins nur merklich gekrümmt. Auch nach 25stündigem Aufenthalt in 20proc. Salpeterlösung führten einzelne Knoten noch Krümmungen aus. Diese Krümmungen pflegten sich an den Knoten um so später einzustellen, je stärker die Lösung und länger ihre Einwirkung war. Die directe Untersuchung lehrte, dass in allen solchen Fällen die innersten Gewebe der Knoten der Plasmolyse widerstanden hatten. Je eingeschränkter die Menge dieser Gewebe war, um so länger dauerte es, bis die Reizkrümmung erfolgte. In den extremen Fällen stellte sie sich erst nach einigen Tagen ein.

Tradescantia viridis. Ganz ähnlich verhielt es sich mit diesen Pflanzen, die ihre Krümmung an der Basis der Internodien ausführen[1]). Ich untersuchte sie im Winter, und sie boten den plasmolysirenden Lösungen einen thatsächlich noch grösseren Widerstand wie die Knoten von *Alopecurus* dar.

Taraxacum officinale. Auf diese hohlen Blüthenschäfte wirkte die Salpeterlösung auch von innen aus, und dort litten die Zellen auch zuerst, während sie auf der Oberfläche der Schäfte relativ gut widerstanden. Hier zeigten sie sich ausserdem resistenter in dem an das Blüthenköpfchen grenzenden Theile, als weiter abwärts. Demgemäss konnte unter dem Köpfchen eine Reizkrümmung ausgelöst werden, während die entfernteren Theile des Schaftes schlaff wurden und sich zu bräunen begannen. Schäfte von 15 cm Länge pflegten sich bei der Plasmolyse in 20proc. Salpeterlösungen um

1) Vergl. hierzu Kohl, die paratonischen Wachsthumskrümmungen der Gelenkpflanzen, Botan. Ztg., I. Abth., 1900, p. 1.

etwa ³/₄ cm zu verkürzen. Nach 1½ stündigem Aufenthalt in solchen, ja auch schon in 15proc. Lösung, pflegten sich nur einzelne Exemplare unter dem Köpfchen zu krümmen, die übrigen ungekrümmt zu bleiben. Individuelle Schwankungen machten sich hier noch mehr als in anderen Fällen geltend.

Als Ergebniss aller dieser Versuche muss somit gelten, dass Pflanzentheile mit völlig durchgeführter Plasmolyse nach Aufhebung derselben zu Reizkrümmungen nicht mehr befähigt sind.

Entsprechende Versuche verfehlte ich auch nicht mit plasmolysirten und dann ausgewaschenen Pflänzchen von *Mnium* anzustellen. Ich erwähne ihrer hier erst am Schluss, da sie ein Ergebniss, das hier von Belang wäre, nicht gaben. Denn zwar blieb die Reizkrümmung an so vorbereiteten *Mnium*-Pflänzchen aus, doch sie erfolgte auch nicht an den frischen Controlexemplaren. Bei letzteren stellte sich die Reizkrümmung erst an den aus den Vegetationspunkten hervorwachsenden Trieben ein, zur Bildung solcher Triebe waren aber die zuvor plasmolysirten Pflänzchen nicht zu bewegen.

Alle die gewonnenen Erfahrungen galt es nun auch für die Fragen der Verwachsungen pflanzlicher Gewebe zu verwerthen, wie sie in der Praxis der sogenannten Veredelung in so ausgedehntem Maasse in Betracht kommen. Es galt für uns vor allem zu ermitteln, ob bei solcher Verwachsung auch Plasmodesmen zwischen den zur Vereinigung kommenden Zellen ausgebildet werden können. Angaben hierüber fehlen gänzlich, oder sie beziehen sich nur auf das Verhältniss der Gewebe von Parasiten zu ihrer Nährpflanze, und lauten im letzteren Falle wesentlich negativ. Ein Versuch der Feststellung, ob zwischen verwachsenden Geweben bei Pfropfung Plasmodesmen entstehen, den Kienitz-Gerloff anstellte, führte zu keinem Ergebniss[1]. Hingegen giebt Vöchting[2] zum mindesten an, correspondirende Tüpfel zwischen den verwachsenen Geweben beobachtet zu haben. Er weist bei dieser Angabe auf die Schwierigkeiten hin, mit denen die Beobachtung für eine solche Feststellung zu kämpfen hat. Sobald die Verwachsung erfolgt ist, hält es eben sehr schwer, zu entscheiden, ob eine Wand durch Theilung oder Aneinanderlegen gebildet wurde. Thatsächlich gelang Vöchting

1) l. c., Sp. 59.
2) Ueber Transplantation am Pflanzenkörper, 1892, p. 119.

der Nachweis von Tüpfeln an den verwachsenen Wänden nur in einem Falle, in welchem das derbere Gewebe eines Sprosses von *Beta vulgaris* mit dem zarteren einer Wurzel derselben Pflanze vereinigt war[1]). „Diese und andere ähnliche Beobachtungen", schreibt Vöchting, „führen zu der ohnehin schon naheliegenden Annahme, dass an den Orten vollkommener Verwachsung normal gestellter Flächen in den Berührungswänden allgemein secundäre Tüpfelung stattfinde, und dass damit zugleich Protoplasma-Verbindungen zwischen den aneinander grenzenden Elementen hergestellt werden. Die Existenz dieser Verbindungen darf bestimmt vorausgesetzt werden, wenn sie im Haushalte der Pflanze die hohe Bedeutung haben, die ihnen, und wohl mit Recht, gegenwärtig zugeschrieben wird."

Ich untersuchte eine grössere Anzahl gepfropfter und oculirter Pflanzen an der Verwachsungsstelle und hatte dabei die nämlichen Schwierigkeiten wie Vöchting zu überwinden. Plasmodesmen konnten ja, von vorn herein, erst zwischen vollkommen verwachsenen Zellen erwartet werden und ihr sicherer Nachweis liess sich erst nach einer entsprechenden Verdickung der gemeinsamen Wandungen erwarten, dann aber mussten, nur zu oft, Zweifel darüber aufkommen, ob man es, auch bei gelungenem Nachweis von correspondirenden Tüpfeln und Plasmaverbindungen in einer Wandung, wirklich mit einer solchen Membran zu thun habe, die aus einer Verwachsung hervorging. In den meisten Fällen galt es, trotz aller Mühe, sich mit nur relativer Sicherheit zu begnügen. Verhältnissmässig gut war man daran, wenn es festzustellen gelang, dass alle innerhalb der Verwachsungsgrenze in Betracht kommenden Zellenzüge correspondirende Tüpfel und Plasmaverbindungen besassen. Meine Beobachtung in jedem Einzelfalle pflegte ich mit einer sich äusserlich makroskopisch markirenden Stelle, welche die Verwachsungsgrenze deutlich angab, zu beginnen. Von da rückte ich dann langsam nach dem Innern vor. Lupenbetrachtung, die oft Verschiedenheiten in der Stärke und Färbung der verwachsenen Rindentheile verrieth, half dabei den richtigen Weg einzuhalten. Sie auch klärte meist über den gegenseitigen Anschluss der secundär erzeugten Gewebe innerhalb des Bastes und des Holzes zunächst auf. Schon der Umstand, dass bei vollkommener Verwachsung der Individuen es so schwer hält, mikroskopisch die Grenze zwischen

1) l. c., p. 119 u. 126 und Taf. IX, Fig. 6.

ihnen zu bestimmen, drängte die Vorstellung auf, dass die Vereinigung der fremdartigen Protoplasten keine andere als die der gleichartigen sein könne.

Meine Untersuchungen wurden zunächst an mehreren Birnsorten angestellt, denen *Cydonia vulgaris* als Unterlage diente; dann an *Syringa vulgaris* auf *Ligustrum vulgare*; an *Hyoscyamus niger* auf Kartoffelstaude und umgekehrt; auch an *Datura Stramonium* auf Kartoffelstaude. In allen diesen Fällen kam nur Alkohol-Material zur Verwendung, und ich musste mich im wesentlichen damit zufrieden geben, die Ausbildung correspondirender Tüpfel zwischen Reis und Unterlage festzustellen. Das Solaneen-Material stammte von den Versuchen her, die ich im Jahre 1885 angestellt hatte[1]), es war seitdem in Alkohol aufbewahrt worden. Unter diesen Solaneen wies besonders *Hyoscyamus* auf *Solanum* ganz überzeugende Bilder correspondirender Tüpfelung auf. Zu meinem eigentlichen Ziele gelangte ich aber erst bei Untersuchung von frischem Coniferen-Material: *Abies nobilis* Lindl. auf *Abies pectinata* D. C. und *Picea pungens* Engelm. auf *Picea excelsa* Lk., das an entsprechend ausgeführten Schnitten, die mit Osmiumsäure oder Jodlösungen fixirt, in Schwefelsäure zur Quellung gebracht und mit Pyoktanin gefärbt wurden, zur Untersuchung kam. Zunächst musste mich ein Querschnitt, in passend erscheinender Höhe innerhalb der Verwachsungsstelle ausgeführt, über den Erfolg der Verwachsung orientiren. Der Hauptsache nach wählte ich dann für die weitere Untersuchung nur solche Symbionten aus, deren Vereinigung möglichst vollkommen erfolgt war. Ich beschränke mich hier auf die Wiedergabe derjenigen Schnitte, welche ich dem in der ca. $3^1/_2$ Mal vergrösserten Fig. 56, Taf. XV dargestellten Querschnitte von *Abies nobilis* auf *Abies pectinata* entnahm. Die Verwachsung war in diesem Falle ganz vollkommen. Die Cambien hatten sich alsbald vereinigt und durchaus normale Elemente nach beiden Seiten erzeugt; nur in der Verbindungslinie der Symbionten befand sich etwas intermediäres Gewebe aus unregelmässig gestalteten, reich getüpfelten Zellen. Da die Rindenzellen, sowohl von *Abies nobilis* (Fig. 9, Taf. XIV) als auch von *Abies pectinata*, verhältnissmässig leicht nachweisbare, in Gruppen vereinigte Plasmodesmen führen, so wandte ich mich vor allem der Untersuchung der Verwachsungsstellen in der Rinde zu. Die äusserlich in dem schwach ver-

1) Ueber Verwachsungen und deren Folgen, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1885, p. XXXIV.



grösserten Bilde des Querschnittes sich markirende Verwachsungsstelle bildete den Ausgangspunkt bei der Untersuchung. Meine Fig. 10, Taf. XIV stammt nun von einer Stelle her, die in geringer Entfernung von dem oberflächlich vorspringenden Rindenlappen links im Bilde sich befand. Sie habe ich zur Darstellung gewählt, weil sie mir allen Zweifel an einer richtigen Deutung des Gesehenen auszuschliessen schien. Eine Reihe grösserer Intercellularen bezeichnete hier nämlich, auf eine Strecke hin, die Grenze der beiden Bionten und sicherte so die Orientirung. Die Fig. 10, Taf. XIV zeigt eine dieser, mit + bezeichneten Intercellularen zur Linken. Von den in der Figur dargestellten Wandstücken mussten die oberen, *Abies pectinata*, somit der Unterlage, das untere mit einem * markirte, *Abies nobilis*, somit dem Reis angehören. Sowohl zwischen den beiden zu *Abies pectinata* gehörenden Zellen, wie zwischen der einen Zelle von *Abies pectinata* und jener von *Abies nobilis*, zeigte sich die Wandung von schönen Plasmaverbindungen durchsetzt. — Sehr eingehend wurde dann auch an einer grösseren Anzahl von Schnitten die Verwachsungsstelle innerhalb des intermediären Gewebes, auf das ich zuvor schon hingewiesen habe, untersucht. Auch da glaube ich mit aller Bestimmtheit behaupten zu können, dass die beiden Zellen, die ich in der Fig. 11, Taf. XIV mit Pfeilen bezeichnete, verschiedenen Ursprungs waren, und zwar die obere Zelle dem Cambium von *Abies pectinata*, die untere jenem von *Abies nobilis* entstammte. Ich habe die diesen beiden Zellen gemeinsame Wand in Fig. 12, Taf. XIV bei stärkerer Vergrösserung dargestellt. Die Plasmaverbindungen innerhalb der Schliesshäute der einander entsprechenden Tüpfel waren meist mit Sicherheit zu erkennen. Zweifel, die in diesem Falle übrig bleiben konnten, ob wirklich die in Betracht kommenden Zellen verschiedenen Ursprungs seien, wurden durch den Umstand abgeschwächt, dass überhaupt Zellen ohne correspondirende Tüpfel in dem ganzen intermediären Gewebe fehlten, dieses Gewebe aber schlechterdings aus den vereinigten Produkten von zwei verschiedenen Cambien hervorgegangen sein musste. — Zu genau demselben Ergebniss, wie in dem eben geschilderten Falle, gelangte ich auch bei der Untersuchung der Verwachsungsstellen eines aus *Picea pungens* und *Picea excelsa* bestehenden Symbionten, dessen Querschnitt ich in dem ca. 3½ Mal vergrösserten Bilde Fig. 57, Taf. XV zur Darstellung brachte.

Mit der histologischen Untersuchung dieser Symbionten liess sich aber wiederum die Frage nach den physiologischen Leistungen

der Plasmodesmen verbinden. Sie hatte an die Beziehungen anzuknüpfen, welche die Verwachsung zwischen dem Reis und der Unterlage schafft. Vor allem war festzustellen, ob „morphotische“ Wechselwirkungen zwischen den beiden Bionten bestehen. — Es ist bekannt, dass viele Coniferen, vor allem Abietineen, einen verloren gegangenen Gipfeltrieb durch einen Seitenast zu ersetzen vermögen. Da frug es sich, ob auch ein fremdes, angewachsenes Reis hierzu befähigt sei. Freilich hat der Ersatz eines orthotropen Hauptorgans durch ein plagiotropes Seitenorgan nicht immer dieselbe physiologische Deutung erfahren. Man neigte ursprünglich dazu, den ganzen Vorgang auf den unmittelbaren Einfluss einer besseren Ernährung zurückzuführen. Noll[1]) erklärte sich neuerdings dagegen. Denn er hatte niemals beobachten können, dass durch eine kräftigere Ernährung an sich, durch Wegnahme anderer Seitenäste, oder durch optimale Düngung ein Seitenzweig orthotrop geworden sei, solange die Hauptachse fortbestand; andererseits hätten auch recht kärglich ernährte Coniferen bei Verlust des Gipfels einen erbärmlich ernährten Seitenzweig emporgehoben. Daher er diesen Vorgang nicht mit Einflüssen der Ernährung, sondern mit einer anderen Art correlativer Vorgänge in Verbindung bringt, die er eben als „Morphästhesie“ bezeichnet. Es ist eine Reaction „auf Grund der Wahrnehmung von Reizen, die von der Form und Haltung des eigenen Körpers (einschliesslich der Lage der Körpertheile zu einander) ausgehen“[2]). Diese Morphästhesie bestimmt ganz wesentlich den Habitus des Pflanzenkörpers. Der Ersatz des verlorenen Gipfeltriebes durch einen zum Orthotropismus übergehenden Seitenast bei Tannen ist, ebenso wie der Ersatz der Pfahlwurzel durch eine Seitenwurzel erster Ordnung, oder letzterer durch eine solche zweiter Ordnung, nach Noll auf die Fähigkeit der Pflanze zurückzuführen, aus der eigenen Körpergestaltung regulatorische Reizwirkungen auszulösen. Ebenso, meint Noll[3]), dürften bei den Regenerationen formative, aus der Morphästhesie entspringende Reize eine ausschlagende Rolle spielen. „Es wäre sonst nicht einzusehen, wieso die Pflanze gerade diejenigen Glieder an beliebigen Wund- und Trennungsstellen neu erzeugen und ersetzen könnte, die dem verbleibenden Reste genommen worden sind.“

1) Ueber den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln, Landw. Jahrbücher 1900, p. 401 ff.

2) l. c., p. 406.

3) l. c., p. 408.

Stellt man sich auf den Noll'schen Standpunkt, der mir wohl begründet scheint, bei der Beurtheilung des Vorgangs, der sich bei der Emporrichtung eines Seitenzweiges an einer entgipfelten Fichte oder Tanne abspielt, so gewinnt diese Erscheinung für gepfropfte Seitenzweige, die dasselbe thun, noch eine besondere Bedeutung. Dass aber ein solcher Vorgang sich wirklich einstellen kann, ist sicher. Ueber ihn berichten bereits die gärtnerischen Bücher. So finde ich in Beissner's Handbuch der Nadelholzkunde, für die Arten und Formen der Gattung *Picea* Lk. (Fichte, Rothtanne) die Angabe[1]), dass zwar Kopftriebe mit quirlförmiger Zweigstellung, wenn sie zu beschaffen sind, bei der Veredelung die schönsten Exemplare liefern, dass meist aber auch aus Seitentrieben sich „bald regelmässige Pflanzen“ erzielen lassen. Bei der Gattung *Abies* Lk. werden hingegen nur Hauptachsentriebe zur Veredelung empfohlen, und bei *Araucaria*, *Damara* und verschiedenen anderen Coniferen liefern Seitentriebe überhaupt keine normal beschaffenen Gipfel. Für verschiedene dieser Coniferen, so für *Araucaria*, ist aber zugleich bekannt, dass sie auch Seitenzweige des eigenen Körpers nicht zu Gipfeltrieben umzugestalten vermögen[2]).

Doch uns konnte es genügen, wenn auch nur in ganz bestimmten Fällen morphästhesische Reactionen an gepfropften Pflanzentheilen sich einstellen. Denn das setzt, nach den entwickelten Anschauungen, eine Fortleitung von Reizen von der Unterlage nach dem Reis voraus. Würden zwischen beiden bei der Verwachsung Plasmodesmen nicht ausgebildet, so müsste somit eine Reizübertragung auch ohne solche möglich sein. Das würde aber die Vorstellung schwächen, dass den Plasmaverbindungen bei der Reizfortpflanzung eine nothwendige, wenn nicht ausschliessliche Rolle zufällt.

Vor allem galt es mir aber, auch aus eigener Anschauung mich davon zu überzeugen, dass gepfropfte Seitenzweige an Fichten, beziehungsweise auch an Tannen, den Gipfeltrieb der Unterlage wirklich zu ersetzen vermögen. Wenn dies der Fall, so hatte ich weiter zu prüfen, unter welchen Bedingungen das geschieht.

Ich nahm verschiedene Baumschulen, im besonderen in der Gegend von Berlin und Bonn, in welchen Veredlungen im grossen ausgeführt werden, in Augenschein und war alsbald im wesentlichen über das, was ich zu erfahren suchte, im Klaren. Viele

1) 1891, p. 520.

2) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Theil, 1898, p. 184.

Tausende veredelte Coniferen bekam ich so zu sehen und hatte mir auch bald das erwünschte Material für die histologische Untersuchung verschafft. Im besonderen wandte ich meine Aufmerksamkeit der blaugrünen *Picea pungens* Engelm. zu, weil sie jetzt stark begehrt, und daher in einer sehr grossen Zahl von Exemplaren auf der gemeinen Fichte (Rothtanne) *Picea excelsa* Lk. veredelt wird. Dabei benutzt man fast ausschliesslich nur Seitenzweige der *Picea pungens* bei der Veredelung. Die Verwachsung von Reis und Unterlage gelingt bei richtigem Verfahren und entsprechenden Bedingungen fast ausnahmslos, doch ist es schliesslich doch nur ein Theil der Exemplare, der nach Entfernung des Gipfeltriebs der Unterlage einen regelrechten, schön ausgestatteten Gipfelspross aus dem veredelten Seitenzweige bildet. Die Untersuchung der zerschnittenen Exemplare führte zu dem Ergebniss, dass die Umwandlung der gepfropften Seitenzweige in einem Gipfeltrieb sich hier um so besser und leichter vollzieht, je vollkommener die Verwachsung zwischen ihm und der Unterlage war. Ueber die Vollkommenheit dieser Verwachsung lässt sich meist äusserlich schon ein Urtheil gewinnen, sie kann unter Umständen so vollkommen sein, dass nach einigen Jahren die Stelle, an der sie erfolgte, sich kaum am Stamm wiederfinden lässt. So war es an dem Symbionten, dem ich den in Fig. 57, Taf. XV dargestellten Querschnitt entnahm. In diesem Bilde gehört das aufwärts gekehrte Bildungscentrum der Unterlage, das abwärts gekehrte dem Edelreis an.

So stand es für mich fest, dass in der That ein durch Verwachsung mit einem andern vereinigtes Pflanzenglied zu ihm in ein correlatives Verhältniss, das allem Anschein nach auf Reizfortpflanzung begründet ist, treten kann. Dass in solchen Fällen correspondirende Tüpfel und Plasmaverbindungen zwischen Reis und Unterlage ausgebildet werden, folgte aus der histologischen Untersuchung.

An demjenigen Symbionten, dem der Querschnitt Fig. 56, Taf. XV entnommen wurde, hatte der gepfropfte Seitenzweig annähernd drei Jahre gebraucht, um aus dem plagiotropen in den orthotropen Zustand überzugehen; erst seine im vierten Jahre entwickelten Triebe bildeten einen regelrechten Wirtel. Unter Umständen gelingt es einem solchen gepfropften Seitentrieb schon im dritten Jahre diesen Zustand zu erreichen.

Bei den Tannen geht hingegen der Ersatz des Gipfeltriebes durch einen Seitenzweig überhaupt nur schwer von statten. Be-

lehrender Weise wiederholt sich dieselbe Erscheinung mit Seitenzweigen, wenn solche gepfropft einen Gipfeltrieb bilden sollen. In den verschiedenen Gärtnereien, die ich besuchte, sah ich auch zahlreiche Symbionten von *Abies nobilis-Abies pectinata*, wobei Seitenzweige der *Abies nobilis* als Reis, die Weisstanne *Abies pectinata* D. C. als Unterlage gedient hatte. Nur ein Bruchtheil der so hergestellten Individuen vermochte einen regelrechten Gipfeltrieb zu bilden. Dabei geschah es nicht selten, dass ein bereits erzeugter, annähernd regelrechter Gipfel, der seine Seitenäste in Quirlen trug, weiterhin wieder zweiseitig wurde. Ich sah über 3 m hohe Exemplare des Baumes, die immer noch in einem solchen Schwanken begriffen waren und die demgemäss nicht dazu gelangen konnten, einen wirklich geraden und schön geformten Stamm zu bilden. Die Untersuchung der Veredlungsstellen ergab dabei meist sehr vollkommene Verwachsung, so wie ich sie zuvor geschildert habe. Die correlativen Beziehungen mochten sich auch in einem solchen Symbionten ganz vollkommen ausgebildet und der Seitenzweig nur desshalb zum regelrechten Gipfel sich nicht entwickelt haben, weil den Tannen diese Aenderung überhaupt schwer fällt. In den Seitenzweigen der Tannen ist die Dorsiventralität eben weit stärker ausgeprägt als in jenen der Fichte[1]). Dass bei Veredelungen von Tannen der Procentsatz der Seitenzweige, denen es gelingt, den fremden Gipfeltrieb zu ersetzen, noch geringer ausfallen muss, als bei Individuen, die das mit eigenem Seitenzweig thun, liegt auf der Hand; kommen doch die Hindernisse noch hinzu, welche auch die vollkommenste Verwachsung mit sich bringen muss.

In demselben Sinne wie der Ersatz von Gipfeltrieben der Unterlage durch gepfropfte Seitenzweige lässt sich für die Reizverbindung durch Plasmodesmen jene andere Erscheinung verwenden, dass ein gepfropftes Reis an seiner Basis nicht Wurzeln, sondern die zur symbiontischen Vereinigung mit der Unterlage nöthigen Gewebe erzeugt. Dass dieses Verhalten als Morphästhesie zu gelten habe, suchte Noll ebenfalls schon zu begründen[2]). Der Vorgang spielt sich in der Weise ab, dass vom Reis wie von der Unterlage ein Wundgewebe erzeugt wird, und in diesem, bei gegen-

1) Vergl. auch Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Theil, 1898, p. 184.

2) Unser Lehrbuch, IV. Aufl., p. 200, und Landwirthschaftl. Jahrbücher, 1900, p. 408.

seitigem Zusammentreffen, diejenigen Elemente entstehen, die zur symbiontischen Vereinigung der beiden Bionten erforderlich sind. In dem Wundgewebe, dem sogenannten Callus, des in den Boden gesteckten Pflanzentheils wären Wurzelanlagen entstanden. Ueber das Verhalten des Wundgewebes an dem in die Unterlage gepfropften Zweige entscheiden aber nach den vorausgeschickten Beobachtungen vor allem wohl die Plasmodesmen, die, wie wir anderweitig sahen, sehr früh angelegt werden und die jungen Wände der Wundzellen sicherlich gleich nach erfolgter Begegnung perforiren.

Derselben Kategorie von Erscheinungen sind auch noch jene Fälle anzureihen, die Vöchting[1]) im besonderen als „correlative Einflüsse" zwischen Reis und Grundstock zusammenfasst und die sich darin äussern, dass der Grundstock „die morphotische Natur des Wachsthums innerhalb des dem Symbionten eignen Formenkreises" bestimmt. Ein lehrreiches Beispiel dieser Art war folgendes: „Das mit noch nicht differenzirten Knospen besetzte Reis der Runkelrübe gestaltet sich zu einem vegetativen Sprossystem, wenn man es mit einer jungen, noch wachsenden Wurzel verbindet; es bildet dagegen einen Blüthenstand, wenn es im Frühjahr einer alten Rübe aufgesetzt wird." Vöchting bemerkt dazu, man könnte wohl geneigt sein, diese correlative Wirkung unter die Ernährungseinflüsse zu rechnen. Sie würde da freilich eine besondere Stellung beanspruchen und zunächst thut man daher am besten, sie als besondere Erscheinung hinzustellen.

Wie das eigenartige Verhalten von *Rhipsalis* auf *Opuntia* zu deuten sei, müssten erst weitere Untersuchungen aufzuklären suchen. Vöchting[2]) pfropfte wiederholt Sprosse von *Rhipsalis paradoxa* auf *Opuntia Labouretiana* und stellte in den einzelnen Fällen auch eine innige Verwachsung zwischen Reis und Unterlage fest. Dessenungeachtet erzeugte das Reis aus seinem unteren Theile auch Wurzeln, welche in dem Gewebe der Unterlage weiter wuchsen und diese verflüssigten. Die Grenzzone zwischen Reis und Unterlage war von Gefässsträngen durchsetzt, doch zeigte die Anhäufung von Calciumoxalat in den aneinander grenzenden Geweben Störungen im Stoffwechsel beider Symbionten. Es herrschte ein disharmonisches Verhältniss zwischen beiden, das vielleicht auf un-

1) Ueber Transplantation etc., p. 112.
2) l. c., p. 101.

zuträglichem Stoffaustausch beruhte, vielleicht aber auch auf morphotischen Gegensätzen zwischen den Protoplasten. Interessant wäre es jedenfalls, festzustellen, falls die Untersuchung nicht auf zu grosse Schwierigkeiten stösst, ob und in welchem Maasse sich die protoplasmatische Verbindung in diesem Falle zwischen Reis und Unterlage vollzieht.

Aus der zuvor festgestellten Thatsache, dass Plasmodesmen zwischen verwachsenden Pflanzentheilen ausgebildet werden, folgt auch endgiltig, dass sie nachträglich entstehen können. Dadurch wird auch in schwerwiegender Weise unsere anderweitige Behauptung gestützt, dass dieses auch unter gewöhnlichen Verhältnissen so geschehe. Im Augenblick des Aufeinanderstossens sind die Wände verwachsender Pflanzentheile sehr dünn, und bereitet ihre Durchbrechung den Plasmodesmen daher wohl keine wesentlich grösseren Schwierigkeiten als diejenige junger, aus Zelltheilung hervorgegangener Scheidewände. Bei der weiterhin erfolgenden Verdickung der verwachsenen Wände werden die Plasmodesmen wie auch sonst verlängert. Auch für die aneinander grenzenden Produkte gemeinsamer Cambiumthätigkeit liegen dazu in den verwachsenen Pflanzentheilen die Bedingungen nicht anders. Die secundären Gewebe von Reis und Unterlage bewahren dabei, wie die makroskopische Erfahrung schon lehrt, ihre specifische Eigenart. Durch plasmodesmale Verbindung werden die Merkmale der Art somit nicht vermischt.

Dabei entsteht weiter die Frage, wie sich in allen diesen Fällen die Plasmodesmen, die von specifisch verschiedenen Protoplasten vorgestreckt werden, bei ihrer Begegnung verhalten. Die mikroskopische Untersuchung der Verwachsungsstellen giebt auf diese Frage keine directe Antwort. Es ist ja schlechterdings nicht zu entscheiden, ob die die Trennungswand ohne sichtbare Unterbrechung durchsetzenden Plasmafäden wirklich in einander continuirlich übergehen, oder nur in engem Contact an ihren Enden sich befinden. Hält man sich an sonstige Erfahrungen, so müsste letzteres wahrscheinlicher erscheinen. Schon vor Jahren hat Max Schultze[1]) festgestellt, dass bei Rhizopoden die protoplasmatischen Pseudopodien, die so leicht verschmelzen, wenn sie einem und demselben Individuum angehören, einander fliehen, wenn sie von verschiedenen Individuen ausgehen. Das ist sogar bei verschiedenen

1) Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle, 1863, p. 25.

Individuen einer und derselben Species der Fall, es sei denn, dass sie zu den colonienbildenden Arten gehören. So besitzt nach F. E. Schulze[1]) *Gromia socialis* die Neigung, mit anderen ihrer Art durch Verschmelzung kleinere Gesellschaften zu bilden, während die Individuen einzeln lebender Gromien sich nicht vereinigen. Die Myxoamoeben der von J. Schröter[2]) als *Myxogasteres* zusammengefassten Myxomyceten verschmelzen untereinander, um Plasmodien zu bilden. Wo Aeste eines solchen Plasmodiums weiterhin aufeinander treffen, erfolgt auch ihre Vereinigung. Nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Cienkowski[3]) und de Bary[4]) findet hingegen keine Verschmelzung zwischen den Aesten generisch verschiedener Myxomyceten statt. Ihre Aeste gleiten, wie Cienkowski angiebt, nebeneinander vorbei, umfliessen sich gegenseitig, ohne eine Spur von Verschmelzung zu zeigen. Wie vollkommen andererseits in gewissen Fällen die gegenseitige Vereinigung von Protoplasten auch ohne ihre Verschmelzung sein kann, zeigen die „Aggregatplasmodien" der als Acrasieen zusammengefassten Myxomyceten[5]). Ihre Myxoamoeben haften im Plasmodium nur aneinander, ohne ihre Individualität einzubüssen, und gehen so gemeinsam in die Bildung eines Fruchtkörpers ein. Eine gleich vollkommene Vereinigung ohne Verschmelzung lässt sich auch zwischen den Protoplasten der parasitischen *Plasmodiophora* und jenen der von ihr befallenen Kohlpflanze feststellen. Doch liegt dabei ein ungewohntes Verhalten vor, eine jener speciellen Anpassungen, wie sie die Parasiten aufweisen. Die Unterscheidung der Amoeben von *Plasmodiophora* innerhalb der Protoplasten der Kohlpflanze lässt sich, wie Nawaschin neuerdings zeigte[6]), mit Bestimmtheit erst bei Zuhilfenahme fixirender und färbender Mittel erreichen. Die Substanz des Parasiten erleidet bei der Fixirung in Chrom-Osmium-Essigsäure eine durch die Osmiumsäure bedingte Schwärzung, und da letztere auf den Parasiten beschränkt bleibt,

1) Rhizopodenstudien, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XI, 1875, p. 121.

2) Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Theil, I. Abth., p. 8.

3) Zur Entwickelungsgeschichte der Myxomyceten, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. III, 1863, p. 335, 337

4) Morphol. u. Physiol. der Pilze, Flechten und Myxomyceten, 1866, p. 306.

5) Vergl. die Zusammenstellung und Literatur bei J. Schröter, in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Theil, I. Abth., p. 1.

6) Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora Brassicae* Woron. im Laufe ihres intracellularen Lebens, Flora 1899, Bd. 86, p. 408.

tritt dieses scharf in den Präparaten hervor. Auch nach Anwendung der Safranin-Gentianaviolett-Orange-Färbung werden die meist in Mehrzahl in jeder Zelle der Kohlpflanze schmarotzenden Amoeben durch ihren Bau kenntlich[1]). Sie erscheinen stets von einander durch die leicht erkennbaren Plasmaschichten der Nährzelle getrennt, ohne aber durch irgend welche Zellhautbildung von diesen abgesondert zu sein. Der Körper sehr junger Amoeben, welche zahlreiche feine Fortsätze nach allen Richtungen entsenden, scheint, wie es Nawaschin ausdrückt, mit dem Wirthsplasma fast zu verschmelzen; ältere Amoeben nehmen in den Nährzellen, so weit diese eine bedeutendere Plasmamasse noch führen, beinahe sphärische Gestalt an und liegen in ebenso abgerundeten Vacuolen. Thatsächlich sind also beide Plasmen getrennt geblieben und stehen nur in inniger gegenseitiger Beziehung, die durch die mit einer Vacuolenwandung vergleichbaren Plasmahülle der Wirthspflanze vermittelt wird. Der Einfluss der Parasiten äussert sich in der inficirten Zelle durch Anregung eines starken, anomalen Wachsthums. Der Protoplast der inficirten Zelle behält zunächst das Vermögen, zu wachsen, sowie sein Zellkern die Fähigkeit, in Theilung einzutreten. Es liegt zunächst also hier eine Art Symbiose zwischen den Amoeben und den Nährzellen vor[2]). Weiterhin hypertrophiren die inficirten Zellen stark, es stellen sich in ihnen Zeichen von Degeneration ein und führen zu ihrem Tode.

Eine thatsächliche Verschmelzung specifisch verschiedener Protoplasten herbeizuführen, gelang Noll[3]) in besonders hierauf gerichteten Untersuchungen bei den Siphoneen nicht. Es erfolgte zwar fast ausnahmslos, bei entsprechender Versuchsanstellung, eine Verwachsung zwischen Angehörigen der Gattungen *Bryopsis*, *Derbesia*, *Udotea*, *Valonia*, *Dasycladus* und *Codium*, doch niemals kam hierbei eine wirkliche Verschmelzung und Mischung der beiderseitigen Plasmakörper zu Stande. „Diese stiessen sich, wie unter dem Mikroskop jedesmal festgestellt werden konnte, bei der gegenseitigen Berührung, zumal bei der ersten Annäherung, heftig ab, und sie gewöhnten sich bei den wiederholten Annäherungen durch Turgorsteigerung erst allmählich so weit aneinander, dass sie dicht aneinander geschmiegt verharrten, wobei jedoch eine trennende Zell-

1) l. c., p. 409, 410, 411, 421.

2) l. c., p. 420.

3) Pfropf- und Verwachsungsversuche mit Siphoneen, Sitzungsber. d. niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 14. Juni 1897.

membran zwischen beiden ausgeschieden wurde, die oft von der Wundstelle ziemlich entfernt in einer der beiden Membranhüllen ausgespannt war." „In der Folge entwickelte sich zwischen den so verwachsenen Theilstücken nicht einmal eine deutliche Correlation, das obere Stück bildete an der Grenze vielmehr Basalorgane (Wurzelschläuche), das untere an der Grenze, oder dicht neben derselben, neue eigene Gipfeltriebe." „Auch isolirte Plasmaportionen, aus verschiedenen Gattungen stammend, waren nicht zur Verschmelzung zu bringen, wogegen gleichartige Plasmaportionen sich häufig leicht vereinigten." Ebenso konnten entsprechende Theilstücke derselben Siphoneen-Art, wenn die Wundverschlüsse nicht schon zu weit vorgeschritten waren, leicht und glatt miteinander verwachsen.

Will man nun auf Grund solcher Erfahrungen einen Analogieschluss ziehen, so hat er dahin zu lauten, dass auch bei der Vereinigung specifisch verschiedener Protoplasten von höher organisirten Pflanzen die aufeinander treffenden Plasmafortsätze nur in Contact treten, nicht aber ihre Substanz vermischen. Nun aber sehen solche Plasmaverbindungen an den Veredelungsstellen durchaus nicht anders aus als jene, welche nebenan die specifisch gleichen Protoplasten eines der beiden Symbionten vereinigen. Das erweckt die Vorstellung, dass Plasmodesmen überhaupt nicht auf Substanzvermischung der aufeinander stossenden Plasmafortsätze, sondern nur auf ihrem intimen Contact beruhen, dass somit bei der plasmodesmalen Vereinigung die Individualität der Protoplasten gewahrt bleibt.

Doch wir erfahren andererseits, dass Myxamoeben derselben Art unter wirklichem Verlust ihrer Individualität miteinander verschmelzen. Auch verschiedene Individuen der *Gromia socialis* sollen in derselben Weise ineinander aufgehen. Dass dieses Verhalten nicht zum allgemeinen Gesetz erhoben werden darf, zeigten uns andererseits schon die aggregirten Plasmodien der Acrasien, die Brefeld[1]) als Scheinplasmodien bezeichnet hat. Dieses Verhalten ist also schon auf den Stufen niederer Organisation möglich, und es lässt sich wohl annehmen, dass es bei fortschreitender Arbeitstheilung zwischen den Protoplasten immer mehr zur Herrschaft gelangt. Die durch Contact der nackten Myxamoeben bewirkte

1) Botanische Untersuchungen über Myxomyceten und Entomophthoreen, Unters. aus dem Gesammtgebiet der Mycologie, Heft VI, 1884, p. 16.



Einheit befähigt das aggregirte Plasmodium der Acrasien zum Aufbau eines einheitlich ausgestatteten Fruchtkörpers, dasselbe könnte durch intimen Contact der Enden der Protoplastenfortsätze, bei Wahrung der Individualität jedes Protoplasten, bei den höher organisirten Gewächsen erreicht werden.

Somit möchte ich es hier zunächst als wahrscheinlich aussprechen, dass die morphologische Einheit in einem vielzelligen pflanzlichen Organismus nicht auf einer Vermischung der Substanz der Plasmodesmen, sondern nur auf ihrer innigen Berührung beruht. Dafür scheint mir auch die Entwickelungsgeschichte der Plasmaverbindungen zu sprechen, die durch das Aufeinandertreffen der einander entgegen gestreckten Fortsätze der Protoplasten zu Stande kommen. Sollte eine materielle Continuität der Protoplasten ohne alle individuelle Abgrenzung angestrebt werden, so fände wohl eine directe Verwendung der Verbindungsfäden der Kerntonnen für Ausbildung der Plasmodesmen statt. Das ist aber, wie wir sahen, nicht der Fall.

Meine hier vertretene Auffassung würde hinfällig werden, wenn sich eine die Zellwände durchsetzende Strömung in den Plasmodesmen nachweisen, wenn gar eine Massenbewegung des Protoplasma in dieser Form erfolgte. Doch dagegen sprechen zunächst meine Untersuchungen. Auch suchte ich zu erweisen, das die Plasmodesmen der Hautschicht der Protoplasten angehören, und von der Hautschicht ist ja bekannt, dass sie auch in Zellen mit stärkster Protoplasmaströmung von dieser ausgeschlossen ist.

Anders ist es bei jenen Verbindungssträngen, welche den Zusammenhang zwischen Siebröhrengliedern herstellen. Doch für diesen glauben wir gezeigt zu haben, dass sie den Plasmodesmen nicht entsprechen; denn auch wo sie aus ihnen hervorgehen, hat ihre Substanz eine ihren neuen Functionen angepasste Veränderung erfahren. In den Siebplatten der Siebgefässe sahen wir die Verbindung der Glieder durch Auflösung ganzer Schliesshäute zu Stande kommen. Ein Schritt weiter führt dann aber schon zu echter Verschmelzung von Protoplasten mit Aufgabe der Individualität, wie sie uns auch in den höchst organisirten Gewächsen in der Ausbildung der Milchgefässe entgegentritt.

Da Reis und Unterlage bei der Verwachsung durch Plasmodesmen verbunden werden, so erklärt sich hieraus auch, warum diese symbiotische Verbindung nur zwischen Individuen naher Verwandtschaftskreise möglich ist. Selbst bei Siphoneen war eine

symbiotische Vereinigung von Protoplasten verschiedener Gattung nicht zu erreichen[1]). Diese stiessen sich vielmehr ab, und wenn sie schliesslich bei wiederholter Annäherung durch Turgorsteigerung aneinander gepresst wurden, bildete sich doch bald eine trennende Wand zwischen ihnen aus. Zu einer lebendigen Verbindung kam es zwischen ihnen in keinem Falle.

Entgegen der allgemein aufgestellten Behauptung, dass „Veredlungen nur zwischen nahe verwandten Pflanzen möglich seien, und selbst in den extremsten Fällen nicht über den Rahmen derselben Familie hinausgehen, ist freilich neuerdings von Lucien Daniel[2]) behauptet worden, dass ihm die „greffe“ auch mit Pflanzen gelungen sei, die weit im System auseinander stehenden Familien angehören. Sieht man näher zu, um was es sich handelt, so findet man, dass die von Lucien Daniel erzielten Erfolge in Wirklichkeit nur mechanische Verbindungen bedeuten, welche er trotzdem als „greffes“ auffasst und zwar als „greffes par rapprochement“, die er als solche von den „greffes proprement dites“ unterscheidet. Von seinen greffes par rapprochement muss er andererseits selbst zugeben, dass sie „des greffes purement anatomiques“ sind. Sie beruhen auf der Vereinigung von zwei vollständigen Nachbarpflanzen, von denen jede als solche weiter fortbesteht und somit auf eigene Rechnung zu leben fortfährt. „Weil aber kein Austausch zwischen den beiden vereinigten Pflanzen stattfindet, so könne man sagen, ... es handle sich um eine rein anatomische „greffe“. Wie weit auf eine solche Vereinigung der Begriff einer Symbiose, die Daniel selbst für die „greffes“ im allgemeinen in Anspruch nimmt, zutrifft, mag dahingestellt bleiben. Von diesem Standpunkt aus liesse sich auch von Symbiose zwischen einer Luftwurzel und der Baumrinde, mit der sie verwuchs, das heisst, der sie so innig angeschmiegt ist, dass man sie von ihr nur schwer trennen kann, sprechen. Also nur in dieser Weise gelang es Daniel Leguminosen mit Euphorbiaceen und Compositen, letztere mit Cucurbitaceen und Solaneen, diese wieder mit Cruciferen, Acerineen und Oleineen, Rosaceen mit Ampelideen, ja sogar Coniferen mit Tiliaceen zu vereinigen. „Alle diese „greffes“ gelangen und gaben eine „soudure bien nette et durable“[3]). Manche Berichterstatter über diese Erfolge, so der Referent in

1) Noll, l. c.

2) Comptes rendus de l'Acad. Paris, Th. CXXXI, 1900, p. 192; Revue générale de Botanique Th. XII, 1900, p. 360ff.

3) Comptes rendus, p. 193.

der Naturwissenschaftlichen Rundschau[1]) haben die Daniel'sche „Greffe par rapprochement" mit „Pfropfung durch Absäugen" übersetzt. Bei dem Fehlen jeder näheren Angabe über das Verfahren in der ursprünglichen Mittheilung der Comptes rendus kann die Berichterstatter deshalb ein Vorwurf nicht treffen. Erst die Veröffentlichung Daniel's in der Revue générale de Botanique bringt Licht in die Sache und zeigt, dass es sich bei den Daniel'schen Erfolgen nicht um Veredlung durch Absäugung oder Ablactiren, also nicht um jene wirklich symbiotische Vereinigung handelt, die es ermöglicht, nach erfolgter Verwachsung das eine Individuum seines die Wasseraufnahme aus dem Boden, das andere Individuum seines die Kohlenstoffassimilation besorgenden Apparates zu berauben. Nur in letzterem Falle liegt aber wirkliche Symbiose zwischen den beiden vereinigten Individuen vor. Eine solche Veredlung heisst aber bei Daniel nicht „greffe par rapprochement", sondern „greffe en approche" und sie fügt sich dann als solche in die üblichen durch die sonstigen Erfahrungen gezogenen Grenzen der Verwandtschaft zwischen Pflanzen, deren symbiotische Verbindung wirklich möglich ist[2]). Histologische Angaben über die Art der Vereinigung in der „greffe par rapprochement" fehlen in dem Daniel'schen Aufsatze, dass aber eine Vereinigung gleichwerthiger Gewebesysteme, die ihre gegenseitige Vertretung hätte ermöglichen können, nicht vorlag, folgt schon aus dem Umstande, dass man keinem der beiden Individuen die Wurzel oder die Krone nehmen durfte, ohne seinen Tod herbeizuführen.

Dem gegenüber steht andererseits fest, dass eine auf gleichwerthige Gewebe sich erstreckende, deren einheitliches Zusammenwirken ermöglichende Verwachsung zwischen phanerogamischen Parasiten und ihren Nährpflanzen möglich ist, trotzdem letztere ganz anderen Pflanzenfamilien anzugehören pflegen. Da ist somit eine systematische Verwandtschaft für den Erfolg der intimen Vereinigung nicht maassgebend. Doch es handelt sich in solchen Fällen eben wieder um specielle Anpassungen, bei denen besonders umgestaltete Organe des Parasiten in die Nährpflanze eindringen und die organische Verbindung mit ihr bewerkstelligen. Wie dies geschieht, ist wiederholt schon geschildert worden, musste aber im

1) Jahrg. XV, 1900, p. 539.

2) Vergl. bei Daniel selbst l. c. p. 520, unter „parenté botanique" die für „greffes proprement dites", zusammengepassten Angaben, die im wesentlichen sich dem bis jetzt giltigen fügen.

Hinblick auf die hier in Betracht kommenden Fragen nochmals geprüft werden. Ich untersuchte vor allem *Viscum*, und zwar in Exemplaren, die auf *Robinia Pseudacacia* und in solchen, die auf *Pirus baccata* lebten. Vor Jahren schon hatte G. J. Peirce[1]) im hiesigen botanischen Institut festgestellt, dass in den Senkern von *Viscum* wohlausgebildete Gefässe, nicht aber Siebröhren vertreten seien. Das kann ich auf Grund erneuerter Prüfung bestätigen. Die netzartig verdickten, durch runde Löcher an den Enden communicirenden, einen unregelmässigen centralen Strang im Senker bildenden Gefässglieder werden nur von grosskernigen etwas gestreckten parenchymatischen Zellen begleitet. Auf tangentialen Längsschnitten durch den Holzkörper der Wirthspflanze, welche Querschnitte von Senkern zeigen, sieht man von den Gefässsträngen der letzteren seitliche Aeste radial ausstrahlen, um an die trachealen und tracheïdalen Elemente der Wirthspflanze anzusetzen. Wie bereits von de Bary[2]) richtig angegeben wurde, und ich hier zuvor auch schon geschildert habe, ist dieser Gefässstrang in der Region unterbrochen, die das Cambium der Wirthspflanze durchsetzt. An dieser Stelle vermehren sich die Zellen des Senkers durch fortgesetzte Zweitheilung, wenn auch nicht so häufig wie die cambialen Elemente der Wirthspflanze[3]). Das geschieht so lange, als die Fortentwickelung des Senkers anhält, und so lange auch bleiben die Gefässstränge des Senkers von jenen der innerhalb der Rinde des Wirthes verlaufenden Haustorien getrennt. Die Unterbrechung der Gefässverbindung in der meristematischen Region des Senkers bedingt es, dass das von den Gefässen des Senkers innerhalb des Holztheils der Wirthspflanze aufgenommene Nährwasser durch jenes Meristem dem Gefässsystem der Haustorien übermittelt werden muss. Da die Senker von *Viscum* dem Dickenzuwachs der Wirthspflanze gleichmässig folgen, sind auch ihre Zellen fest mit den Zellen der Wirthspflanze verbunden. Sie bilden mit ihnen im Holze ein einheitliches Ganzes und die anstossenden Grenzwände verrathen nichts von ihrer genetischen Verschiedenheit.

1) On the Structure of the Haustoria of some Phanerogamic Parasites, Ann. of Botan. Vol. VII, 1893, p. 317.

2) Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, 1877, p. 400.

3) Vergl. auch Hermann Graf zu Solms-Laubach: Ueber den Bau und die Entwickelung parasitischer Phanerogamen, Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. VI, 1867—68, p. 610.

Nicht anders würde der Anschluss zweier verschiedener Gewebe einer und derselben Pflanze sich darzustellen brauchen. Und doch sind die Gewebe der Senker und der Nährpflanze bis auf die wasserleitenden Elemente auch im Holzkörper des Wirthes von einander geschieden. Besonders scharf erscheinen aber die peripherischen Zellen der Senker gegen die Bastzone des Wirthes abgegrenzt. Sie erhalten dort auffallend dicke Wände. Innerhalb des Holzkörpers nehmen diese peripherischen Wände des Senkers an Dicke ab, wenn diese auch ansehnlich bleibt (Fig. 62, Taf. XV). Wo die Zellen des Senkers an Tracheïden oder Tracheen der Wirthspflanze grenzen, bilden sie tracheal sich aus. Das kann übrigens auch bei solchen peripherischen Zellen des Senkers geschehen, die mit anderen Elementen des Wirthes verbunden sind, vorausgesetzt, dass sie zu einem trachealen Strange gehören, der weiterhin Anschluss an die Wasserbahnen des Wirthes findet. Wenn auch nicht eben häufig, habe ich zwischen den trachealen Elementen des Senkers und des Wirthes Löcher, wie solche die Gefässglieder im Senker verbinden, beobachtet. Plasmodesmen konnte ich hingegen zwischen den Zellen der Senker und der Wirthspflanze niemals nachweisen. Mein diesbezügliches Ergebniss stimmt also mit jenem von Kienitz-Gerloff[1]) und von Kuhla[2]) überein. Die Plasmodesmen zwischen den eigenen Zellen des Senkers treten gleichzeitig deutlich hervor, sie müssten somit auch in den an die Zellen des Wirthes grenzenden Wänden zu unterscheiden sein. Kuhla[2]) hatte beim Suchen nach diesen Verbindungen zwischen Parasit und Nährpflanze Gelegenheit, eine meiner Ansicht nach nicht unwichtige Beobachtung bei der rothen Rosskastanie (*Aesculus Pavia*), auf der das von ihm untersuchte *Viscum* wuchs, zu machen. Er sah von den an den Senker direct angrenzenden Parenchymzellen der Wirthspflanze hier und da Plasmafäden ausgehen, welche bis zur Mittellamelle reichten und dort mit einer knöpfchenartigen Anschwellung endeten, ohne in die Wände der Zellen des Senkers einzudringen. — Ich selbst habe bei *Robinia* und bei *Pirus* Erscheinungen beobachtet, die sich den genannten anreihen lassen. Ich sah nämlich stellenweise von den Markstrahlzellen und Holzparenchymzellen bei *Robinia*, von den nämlichen Elementen und sogar auch von Fasertracheïden[3]) bei

1) Botan. Ztg., 1891, Sp. 65.
2) l. c. p. 50.
3) Vergl. Leitungsbahnen, p. 277.

Pirus Tüpfel ausgehen, welche an der Mittellamelle endeten und denen weder gleiche Tüpfel noch Plasmodesmen in der Wandung der Zellen des Senkers entsprachen. Den Fall von *Pirus*, der sich auf Fasertracheïden bezieht, die von ihrer Bahn abgelenkt den Zellen des Senkers entgegenwuchsen, habe ich in Fig. 63, Taf. XV zur Darstellung gebracht. Diese Fälle zeigen, abgesehen von den uns hier beschäftigenden Fragen in höchst belehrender Weise, wie gut der Parasit gegen jede etwaigen Gelüste einer Ausbeutung durch seine Wirthspflanze geschützt ist, während sie ihm annähernd wehrlos gegenübersteht. Der Parasit tritt eben an die Wirthspflanze mit einer specifischen Ausrüstung heran, die ihm gestattet, sie möglichst auszunutzen, während er andererseits in jeder Weise davor bewahrt ist, dass ihm die Producte seiner Arbeit durch die Nährpflanze entzogen werden könnten. Da *Viscum* als grüne Pflanze seine Assimilate selbst erzeugt, so braucht es diese der Wirthspflanze nicht zu entnehmen, verdickt daher seine Wandungen stark und tüpfelfrei in der Bastzone der letzteren und sorgt auf diese Weise auch dafür, dass seine eigenen Assimilate dort in den Siebtheil nicht abfliessen. Im Holztheil der Wirthspflanze genügt dem grünen Halbparasiten die Entnahme des Nährwassers aus den Leitungsbahnen. Nicht nur kommen ihm so die von der Wirthspflanze aus dem Boden aufgenommenen Nährsalze zu Gute, sondern zweifellos auch die gelösten Assimilate, die besonders im Frühjahr behufs rascher Zuführung zu den Knospen, aus den Parenchymen, welche die Leitungsbahnen des Wirthes umgeben, in diese hineingepresst werden. Besonders auf tangentialen Längsschnitten durch den Holzkörper des Wirthes, welche Senker quer treffen, kann man auch sehen, wie durch letztere die Elemente des Wirthes aus ihrer Bahn gelenkt werden und in Lagen kommen, die den Anschluss der trachealen Elemente des Senkers an die Wasserbahnen des Wirthes erleichtern. Andererseits werden alle Versuche des Wirthes, durch Tüpfel und Plasmaverbindungen in Beziehung zu den inhaltsreichen Zellen des Senkers zu treten, abgewiesen. Der Mangel von Plasmodesmen macht den Halbschmarotzer in allen correlativen Wechselwirkungen von dem Wirthe unabhängig, sodass dessen Einfluss sich darauf beschränkt, den Augenblick zu bestimmen, in dem der Halbschmarotzer in Vegetation zu treten hat. So beginnt in unserem botanischen Garten die Frühjahrsentwickelung von *Viscum* auf Pomaceen früher als auf *Robinia*, entsprechend dem späteren Austreiben der letzteren. Die Nothwendigkeit, sich

mit einer seine Senker quer durchsetzenden Meristemschicht dem Dickenzuwachs der Wirthspflanze anzupassen, hat für *Viscum* den Nachtheil, dass seine Wasserbahnen an jener Stelle unterbrochen sind. Die durch zahlreiche Plasmodesmen besonders in den Querwänden verbundenen, in der Meristemschicht dünnwandigeren Zellen müssen somit die Weiterbeförderung des Nährwassers, bezw. auch der Assimilate, die es führt, auf eine kurze Strecke hin besorgen. Auf eine hierdurch bedingte Erschwerung des Leitungsvorganges, lässt sich aus den Schutzvorrichtungen schliessen, die bei *Viscum* zur Herabsetzung der Transpiration ausgebildet sind. Marktanner-Turneretscher[1]) giebt als solche an: Die Dickwandigkeit der Epidermis, ein entsprechender Bau der Spaltöffnungsapparate, schwache Ausbildung des Durchlüftungssystems, keulige Anschwellung der Tracheïdenenden und Schleimzellgruppen an der Spitze und den Rändern der Blätter. — Die als „Rindenwurzeln" oder auch „Rindensaugstränge" bezeichneten chlorophyllhaltigen Haustorien, die dem primären Senker der Pflanze entspringen, ausserhalb des Cambiums in der Rinde der Wirthspflanze verlaufen, sind ebenfalls, wenn auch nicht mit so gleichmässigem Gesammtumriss, durch stark verdickte, tüpfel- und plasmodesmenfreie Wände von dem Gewebe der Wirthspflanze gesondert. Von diesen „Rindensaugsträngen" gehen die Senker ab, die in den Holzkörper des Wirthes eindringen. Ihre Gefässe sind gestreckter, von gestreckten, grosskernigen Parenchymzellen, die vereinzelt auch sklerenchymatisch verdickt sein können, begleitet. Auch die Rindensaugstränge besitzen, wie Peirce[2]) schon constatirte, keine Siebröhren. Sie können stellenweise auch neue Sprosse nach aussen entsenden.

Wesentlich anders als die Haustorien von *Viscum* verhalten sich jene von *Cuscuta* in ihrer Nährpflanze. Da *Cuscuta* ein chlorophyllfreier Parasit ist, muss sie auch die Assimilate ihrem Wirth entnehmen. Sie führt daher nicht nur tracheale Elemente, sondern auch Siebröhren in ihren Haustorien, und schliesst, wie ebenfalls schon Peirce zeigte, mit den einen an die Wasserbahnen des Wirthes, mit den andern an dessen Siebtheile an. Andererseits hat Kienitz-Gerloff nur mit negativem Erfolge nach Plasma-

1) Zur Kenntniss des anatomischen Baues unserer Loranthaceen. Sitzber. d. Wiener Akad., Bd. XCI, 1885, p. 430.

2) l. c., p. 317.

verbindungen zwischen *Cuscuta* und ihrer Wirthspflanze gesucht. Mir erging es nicht anders, und so kam ich zu dem Ergebniss, dass auch dieser Parasit nicht in lebendiger Wechselwirkung mit seiner Wirthspflanze steht, und sie nur als Nahrungsquelle ausnutzt. Einen Schritt weiter als *Viscum* hat er freilich in der Vereinigung mit seinem Wirthe gethan, indem er in offene Communication mit dessen Siebgefässen trat. Seine eignen Siebgefässe setzen mehr oder weniger senkrecht an jene des Wirthes an, und schon Peirce[1]) konnte constatiren, dass beiden wirklich gemeinsame Siebtüpfel zukommen. Peirce sah auch mehr oder weniger ausgebildete Callusbelege zu beiden Seiten dieser Siebtüpfel[2]). Da die Siebgefässe einen lebendigen Wandbeleg aus Protoplasma führen, so liegt immerhin eine Verbindung lebendiger Elemente zwischen *Cuscuta* und ihrer Wirthspflanze vor, doch ist es eben nur jene Art der Verbindung, welche der Massenbewegung der Nahrungsstoffe, nicht der Reizleitung dient. Die Art, wie sich der Contact zwischen den Elementen des Haustoriums von *Cuscuta* und jenen der Nährpflanze ausbildet, ist dabei eine ganz andre als bei *Viscum*. Denn bei *Viscum* werden die Elemente der Senker zu gleicher Zeit mit jenen der Wirthspflanze in der beide durchsetzenden Meristemschicht angelegt, und erlangen in gegenseitiger Berührung ihre Wandverdickung, während bei *Cuscuta* die Zellen des Haustoriums, die Gewebe der Nährpflanze lösend, bis zu deren Gefäss- und Siebtheilen vordringen, mit noch dünnen Wänden diesen sich anschmiegen und nun ihre Wandverdickung nach innen richten. Ihre Ausbildung ist damit abgeschlossen, und gemeinsame Zuwachszonen kommen hier der Nährpflanze und dem Parasit nicht zu. — Untersucht habe ich unsere *Cuscuta glomerata* auf *Impatiens Balsamina*, auch *Cuscuta americana* auf einer *Mimosa*. Von letzterer Art stand mir nur Alkoholmaterial zur Verfügung. Im übrigen kann ich auf die Beschreibungen und Abbildungen in Peirce's citirtem Aufsatze hinweisen.

Soweit die Beobachtungen an höher organisirten Pflanzen somit reichen, werden also dort auch zwischen Parasiten und den ihnen systematisch nicht verwandten Wirthen keine Verbindungen durch Plasmodesmen hergestellt. Somit schwächen diese Erfahrungen die Annahme nicht, dass solche Plasmodesmen nur zwischen Pflanzen

1) On the structure of the Haustoria etc. Ann. of Bot., Vol. VII, 1893, p. 292.
2) l. c., p. 301.

naher Verwandtschaftskreise möglich seien. Daher auch jene symbiotischen Vereinigungen, wie sie „Veredlungen" verlangen, der allgemeinen Erfahrung gemäss auf nahverwandte Pflanzen beschränkt bleiben. Als einzige Ursache der Misserfolge von Veredlungen darf freilich die mangelnde Verwandtschaft nicht angesehen werden. Es ist vielmehr bekannt, dass auch nah verwandte Pflanzen vielfach auf einander nicht gedeihen wollen. Es kommt auch vor, dass die eine Pflanze wohl auf der andern, nicht aber jene auf dieser sich veredeln lässt. Also spielen noch andere Umstände mit, immerhin scheint es, als wenn die Möglichkeit, dass Plasmodesmen einander entgegengestreckt werden und in Contact kommen können, unter allen Umständen nothwendig für den Erfolg der Veredelung sei.

Doch existiren einige Angaben, denen zufolge bei Thallophyten und zwar Rhodophyceen, eine Vereinigung specifisch verschiedener Individuen durch Plasmaverbindungen sich vollziehen soll. Die erste Angabe dieser Art geht, so viel mir bekannt, auf H. M. Richards[1]) zurück. Die auf *Polysiphonia fastigiata* parasitisch lebende *Choreocolax Polysiphoniae* Reinsch soll durch Plasmaverbindungen mit ihrem Wirth zusammenhängen. Ein in Glycerin contrahirter, mit Hoffmann's-Blau tingirter Schnitt soll das mit grösster Deutlichkeit zeigen[2]). Eine unvollkommene und bei nur 150maliger Vergrösserung gezeichnete Figur[3]) dient zur Illustration. Mit Osmiumsäure fixirtes Material macht nach Richards das Verhalten noch deutlicher. — Nicht minder will H. H. Sturch bei *Harveyella mirabilis*, ebenfalls mit Glycerin und Hoffmann's-Blau, den Zusammenhang zwischen dem Zellinhalt dieser parasitischen Gelidiacee mit ihrer Wirthspflanze, der *Rhodomela subfusca* festgestellt zu haben[4]). Die Abbildungen[5]) sind, wie auch P. Kuckuck auf meine Anfrage hin in einem Briefe hervorhebt[6]), nicht überzeugend. Doch will P. Kuckuck diese Untersuchungen alsbald selbst aufnehmen. Möglicherweise könnten, da ein Anschluss durch Siebröhren und Gefässe bei solchen Pflanzen nicht möglich ist,

1) On the structure and Development of Choreocolax Polysiphoniae Reinsch. Proceedings of the Amer. Acad. of Arts and Sciences. Vol. XXVI, 1891, p. 46.

2) l. c., p. 49.

3) l. c., Fig. 7.

4) *Harveyella mirabilis* (Schmitz and Reinke) Ann. of Bot., Vol. XIII, 1899, p. 89.

5) l. c., Taf. III u. IV.

6) 14. Dec. 1900.

die verhältnissmässig weiten Plasmaverbindungen dem Parasiten die Nahrungsaufnahme erleichtern und sich ähnlich wie die Verbindungsstränge zwischen Siebröhrengliedern bei höheren Pflanzen verhalten. Ob die als Plasmaverbindungen gedeuteten Fortsätze der Protoplasten nicht etwa nur Tüpfelausfüllungen sind, muss ausserdem erst noch sichergestellt werden. Bei der Abneigung der Protoplasten verschiedener Siphoneen, in eine organische Verbindung zu treten, könnte diese auch hier a priori unwahrscheinlich erscheinen, handelte es sich nicht in dem einen Bionten um einen Parasiten und wären damit nicht dessen besondere Anpassungen zugleich zu berücksichtigen.

Eine auf eine *Phylosiphonia* bezügliche Angabe, welche die Existenz von Plasmaverbindungen zwischen dieser und einer Phanerogame wahrscheinlich zu machen sucht, ist von A. Weber-van Bosse beschrieben worden[1]). Es handelt sich um die *Phytophysa Treubii*, die in dem Urwalde von Tjibodas auf Java in den Geweben einer *Pilea* schmarotzt und die Entstehung gallenartiger Gebilde veranlasst. Die Membran der dickwandigen Blase, zu welcher sich der Parasit in der Wirthspflanze entwickelt, zeigt sich von einer grossen Zahl feiner Kanäle durchsetzt und weist behöfte Tüpfel an ihrer Aussenseite auf. Bei Behandlung mit Schwefelsäure und Färbung mit Hoffmann's-Blau kann man granulirtes Plasma in den Kanälen nachweisen und feststellen, dass sie in den behöften Tüpfeln enden. Die Cuticula fehlt über diesen Stellen, die nach aussen vorgewölbt erscheinen. Doch fügt A. Weber-van Bosse hinzu, dass der Nachweis einer Durchbrechung der Tüpfel an ihrer Aussenseite und somit der Verbindung mit dem Protoplasma der *Pilea* nicht gelang[2]). Er gelang auch nicht bei Anwendung der Russow'schen Untersuchungsmethode. Nach alledem hätte der betreffende Fall hier nicht aufgezählt zu werden brauchen, fände er sich nicht bei A. Zimmermann[3]) als ein solcher angeführt, bei dem die directe Verbindung mit der Wirthpflanze nicht unwahrscheinlich sei.

Eine noch weiter reichende Frage als jene der Vereinigung specifisch verschiedener Protoplasten durch Plasmodesmen würde

1) Études sur les Algues de l'Archipel Malaisien, Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. VIII, 1890, p. 165.

2) l. c., p. 170.

3) Sammel-Referate aus dem Gesammtgebiete der Zellenlehre, Beihefte zum Botan. Centralbl., Jahrg. III, 1893, p. 331.



die der Gesammtverschmelzung solcher Protoplasten sein. Eine solche Verschmelzung müsste allem Anschein nach erfolgen, um jene Mischung von Charakteren zu ermöglichen, wie sie bei sogenannten Pfropfhybriden beobachtet wird. Um eine Förderung dieses Problems, und nicht um die Frage nach der Möglichkeit einer Ausbildung von Plasmodesmen zwischen fremdartigen Protoplasten, handelte es sich eigentlich in den Versuchen, die Noll mit Siphoneen anstellte. — Zu den merkwürdigsten Mischformen, welche unsere Gärten aufzuweisen haben, gehört der *Cytisus Adami* und die *Bizarria*-Orange. Diese Mischformen sollen nun beim Pfropfen entstanden sein und das würde verlangen, dass entweder volle Verschmelzungen von Protoplasten des Reises und der Unterlage dabei vorgekommen seien, oder etwa eine specifische Beeinflussung des Reises durch die Unterlage, oder dieser durch das Reis, oder endlich eine Bildung adventiver Vegetationspunkte an der Vereinigungsstelle von Reis und Unterlage, die aus Zellen der beiden Bionten gemischt wären. Noll's Versuche fielen bei Siphoneen so aus, dass sie die erste dieser Möglichkeiten, zum mindesten für diese Algen, abwiesen. Die Verschmelzung fremdartiger Kerne und Cytoplasten zu entwicklungsfähigen Einheiten, bleibt zunächst noch auf das Gebiet der generativen Vorgänge beschränkt, und erfährt keine principielle Erweiterung durch den jetzt gelungenen Nachweis, dass bei Angiospermen ein Spermakern auch mit den secundären Embryosackkern verschmilzt. Denn auch bei dieser Verschmelzung ist der zutretende fremdartige Kern ein generativer und spielt sich der ganze Vorgang in einer ganz besondern Umgebung ab. — Was nun die zweite Möglichkeit der specifischen Beeinflussung der beiden Bionten durch einander nach der Verwachsung anbetrifft, so hat sich der gründlichste Erforscher dieser Verhältnisse, Vöchting, auch neuerdings gegen diese ausgesprochen. Vöchting gelang es nicht, durch Pfropfung irgend welche Mischung morphologischer Merkmale zu erreichen. Ich verweise dabei im besondern auf Vöchting's „Transplantation am Pflanzenkörper“[1]) und auch auf seine Abhandlung „über die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose des *Helianthus tuberosus* und *Helianthus annuus*“[2]), wo die sonstige Literatur zu vergleichen ist und von Vöchting kritisch besprochen wird. — Was nun *Cytisus Adami* anbetrifft, so würde dessen Entstehung, wie sie einst geschildert worden ist, sich mit der dritten

1) 1892, p. 85 ff.

2) Sitzber. d. Akad. d. Wiss in Berlin, Bd. XXXIV, 1894, p. 705.

der erörterten Möglichkeiten decken. Denn das Auge von *Cytisus purpureus*, das der Gärtner Adam in den Stamm von *Cytisus laburnum* eingefügt hatte, soll ein Jahr geruht, dann aber zahlreiche Sprosse getrieben haben, von denen der stärkste eben, der spätere *Cytisus Adami* ward[1]). Es ist seit 1830, wo *Cytisus Adami* aufkam, nicht wieder gelungen, ihn auf dem für seine Entstehung angegebenen Wege von neuem zu erzeugen, und die Annahme, dass es sich um einen Bastard geschlechtlichen Ursprungs bei ihm handle, wird immer allgemeiner. Das vorauszusetzen ist jetzt um so möglicher, als unser Einblick in die Mannigfaltigkeit, deren das Verhalten der Bastarde fähig ist, eine wesentliche Erweiterung erfuhr. So beginnt denn neuerdings M. W. Beijerinck seinen Aufsatz über die Entstehung von Knospen und Knospenvarianten bei *Cytisus Adami*, in den Verhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam[2]), ohne weiteres mit dem Satze: „*Cytisus Adami* ist ein Bastard zwischen dem gewöhnlichen Goldregen *Cytisus laburnum*, und einem kleinen Strauch aus Steiermark, *Cytisus purpureus*". Mir sei gestattet zu dieser ganzen Frage hier noch zu bemerken, dass ich an allen Orten, im Innern der Stämme, wo ich die vereinte Cambiumthätigkeit von Reis und Unterlage zu prüfen hatte, nichts von einer Vermischung der morphologischen Merkmale dieser Producte, trotz intimer Vereinigung der Cambien bemerken konnte, und dass auch die allgemeine Erfahrung auf diesem Gebiete lehrt, dass im Stamm verwachsener Bionten, auch bei noch so lang anhaltender Cambiumthätigkeit, die charakteristischen Merkmale der beiden Bionten scharf getrennt neben einander fortbestehen. Andererseits tauchen fortdauernd, wenn auch vereinzelt, in der gärtnerischen Literatur[3]) Angaben über das Auftreten hybrider Adventivknospen an den Veredlungsstellen auf, so dass die Ursache dieser Angaben endgiltig aufzuklären immer noch eine Aufgabe der Zukunft bleiben wird.

1) Vergl. im besondern Charles Darwin, das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, Deutsche Uebersetzung 1868, Bd. I, p. 501.

2) Verslag van de Gewone Vergadering der Wiss- en Naturkundige Afdeeling 1900, p. 336.

3) So ganz neuerdings G. Le Monnier, Le Neflier de Bronvaux, Bull. de la soc. Centr. d. Hortic. de Nancy 1899.

Figuren-Erklärung.

Wo nicht anders angegeben ist, beträgt die Vergrösserung 1500, und erfolgte die Fixirung mit Osmiumsäure, die Quellung mit Schwefelsäure und die Färbung mit Pyoktanin.

Tafel XIV.

Figur 1. *Pirus Malus.*

Figur 1. Aus dem Querschnitt eines älteren Astes im Winter. Theile zweier fertiger Markstrahlzellen und der angrenzenden Cambiumzellen.

Figur 2—7. *Phytelephas macrocarpa.*

Figur 2. Die von Plasmodesmen durchsetzte Schliesshaut und die angrenzenden mit Plasma erfüllten Tüpfelkanäle aus den inneren Theilen des Endosperms, ohne Fixirung und Quellung, mit Safranin gefärbt.

Figur 3. Die Plasmodesmen einer solchen Schliesshaut und das durchschimmernde Ende des abgekehrten Tüpfelkanals in der Aufsicht. Dieselbe Behandlung wie in Figur 2.

Figur 4—6. Ebensolche Plasmodesmen wie in den Figuren 2 und 3, nach vorausgegangener Fixirung mit Osmiumsäure und schwacher Quellung in Schwefelsäure mit Pyoktanin gefärbt und zwar in Figur 4 von der Seite, in Figur 5 bei veränderten Einstellungen schräg von oben, in Figur 6 in der Aufsicht.

Figur 7*a*. Die ganze Dicke der Wand mit zwei correspondirenden Tüpfeln, nur 375 Mal vergrössert. Behandlung wie in Figuren 4—6.

Figur 7*b*. Ein solitäres Plasmodesma aus der Wand der vorangehenden Figur. 1500 Mal vergrössert.

Figur 8. *Tamus communis.*

Figur 8. Eine Plasmodesmengruppe aus dem Endosperm von *Tamus communis*, ohne Fixirung, nach schwacher Quellung in Schwefelsäure, Färbung mit Pyoktanin Vergr. 1000.

Figur 9. *Abies nobilis.*

Figur 9. Plasmodesmen zwischen Rindenparenchymzellen des Stammes. Vergr. 1000.

Figur 10—12. *Abies pectinata* und *nobilis.*

Figur 10. Parenchymzelle der Stammrinde an der Verwachsungsstelle von *Abies pectinata* und *nobilis*. Die mit * bezeichnete Zelle gehört zu *Abies nobilis*. Links ein mit + bezeichneter Intercellularraum.

Figur 11. Die Verwachsungsstelle im Holzkörper. Die untere Hälfte des Bildes, in der eine Zelle mit * bezeichnet wurde, gehört zu *Abies nobilis*. Die Pfeile geben die Richtung an, in welcher die Produkte der beiden Cambien einander entgegenwachsen. Vergr. 375.

Figur 12. Die den beiden in der Figur 11 mit Pfeilen bezeichneten Zellen gemeinsame Wandung bei 1000facher Vergrösserung.

Figur 13—16. *Abies pectinata.*

Figur 13. Wandtheil zwischen Mesophyllzellen, aus einem frischen Blatte, nach Osmium-Schwefelsäure-Pyoktanin-Behandlung.

Figur 14. Nach derselben Behandlung wie in Figur 13, die Plasmodesmen aber nicht in der Schliesshaut verblieben.

Figur 15. Nach Jodfixirung, Quellung in Schwefelsäure und Pyoktaninfärbung.

Figur 16. Wandstück aus dem Mesophyll eines todten abgeworfenen und gebräunten Blattes, Anfang December. Behandlung wie in Figur 15.

Figur 17 und 18. *Nerium Oleander.*

Figur 17. Eine Schliesshaut mit Plasmodesmen und die anschliessenden Tüpfelfüllungen aus dem Rindenparenchym des Stammes.

Figur 18. Ein Plasmodesma zwischen der mit * bezeichneten Milchröhre und einer Parenchymzelle im Stamm.

Figur 19 und 20. *Cora pavonia.*

Figur 19 und 20. Zwei Hyphenstücke mit perforirten Querwänden.

Figur 21—28. *Pinus silvestris.*

Figur 21. Verhältnissmässig junge Siebtüpfel aus einem tangentialen Längsschnitt durch den Bast eines alten Stammes, Mitte September. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 22. Einige Siebtüpfel der Terminalwand eines Siebröhrengliedes aus einem radialen Längsschnitt desselben Stammes. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 23. Beginnende Callusbildung zeigend, im tangentialen Längsschnitt dieses Stammes. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 24 und 25. Fortgeschrittene Stadien der Callusbildung, zu einer und zu beiden Seiten eines Siebtüpfels, einem tangentialen Längsschnitt desselben Stammes entnommen. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 26. Ein Siebtüpfel einer entleerten Siebröhre, nach Auflösung des Callus aus einem radialen Längsschnitt Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 27. Ein ebensolcher Siebtüpfel aus einem tangentialen Längsschnitt. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur. 28. Einseitige Siebtüpfel zwischen einem Siebröhrenglied und einer eiweissführenden Markstrahlzelle, in tangentialem Längsschnitt; wie alle vorausgehenden Figuren aus demselben Stamme. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 29—45. *Kraunhia floribunda.*

Figur 29. Stück einer Siebplatte, dem radialen Längsschnitt eines älteren Stammstückes, das auch die folgenden Bilder lieferte, entnommen. Die Schliesshaut der Siebfelder noch vorhanden, von feinen Plasmafäden durchsetzt. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 30 Stück einer ebensolchen Siebplatte, einem Querschnitt entnommen, in der Aufsicht. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 31 und 32. Nächst ältere Zustände der Siebplatte im Durchschnitt und in der Aufsicht. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 33—35. Fortschreitende Stadien der Durchlöcherung der Schliesshäute der Siebfelder in der Aufsicht. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 36 und 37. Nächstfolgende Stadien im Durchschnitt und in Aufsicht, am Durchschnitt die fortschreitende Verdickung des Gitters durch Callussubstanz zeigend. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Tafel XV.

Figur 38 und 39. Die bis zu fast vollem Verschluss der Siebporen fortgesetzte Verdickung des Gitters im Durchschnitt. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 40. Die Verdickungen zu vollständigen Callusplatten verschmolzen und damit der Verschluss der Poren vollendet. Im Durchschnitt diese Figur nur 1000 Mal vergrössert. Alkohol-Material Anilinblau-Färbung.

Figur 41. Durchschnitt durch die Siebplatte eines ausser Thätigkeit gesetzten Siebgefässes, nach Auflösung des Callus Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 42. Stück einer ebensolchen Siebplatte in der Aufsicht. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 43. Siebtüpfel der Seitenwände der Siebgefässe. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 44. Dieselben nach vollzogener Callusbildung. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 45. Von Callusfäden und Callusplatten befreite Siebtüpfel der Seitenwände ausser Thätigkeit gesetzter Siebgefässe. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 46. *Vitis Labrusca.*

Figur 46. Siebplatte zur Zeit der Durchbrechung der Schliesshäute. Alkohol-Material. Anilinblau-Färbung.

Figur 47—49. *Fraxinus Ornus.*

Figur 47*a* und 47*b*. Wandstücke mit Plasmodesmen aus dem Collenchym eines nur schwach gebräunten Blattstiels, der am 1. December unter dem Baum aufgelesen wurde.

Figur 48. Wandstücke einer Parenchymzelle aus einem stark gebräunten Blattstiel.

Figur 49. Wandstück aus dem Collenchym der Nerven schmutzig grüner Blättchen.

Figur 50—54. *Mnium affine.*

Figur 50. Von Plasmodesmen durchsetzte Schliesshäute zwischen benachbarten Blattzellen.

Figur 51. Aus einem Blatte, das nach der Plasmolyse in 10proc. Salpeterlösung fixirt wurde.

Figur 52—54. Aus ähnlich plasmolysirten Blättern, verschiedene Möglichkeiten des Verhaltens der Plasmodesmen zeigend.

Figur 55. *Selaginella Martensii.*

Figur 55. Plasmodesmen zwischen Rindenzellen des Stengels.

Figur 56. *Abies nobilis* auf *Abies pectinata.*

Figur 56. Querschnitt innerhalb der Verwachsungsstelle. $3^1/_2$ Mal vergrössert. Die Unterlage in der Figur aufwärts gekehrt.

Figur 57. *Picea purpurea* auf *Picea excelsa.*

Figur 57. Querschnitt innerhalb der Verwachsungsstelle. $3^1/_2$ Mal vergrössert. Die Unterlage aufwärts gekehrt.

Figur 58—61. *Viscum album.*

Figur 58. Eine Rindenparenchymzelle aus einem älteren Stammtheile. Vergr. 1000.

Figur 59. Plasmodesmen in der Aufsicht in der Wandung einer Rindenparenchymzelle des Stammes Pikrin-Schwefelsäure-Fixirung, Schwefelsäure-Quellung und Pyoktaninfärbung.

Figur 60. Wandstück zwischen zwei Rindenparenchymzellen aus einem alten Stammtheile. Die mittleren Theile der gemeinsamen Wand in der Umgebung der Plasmodesmen verändert. Fixirung und Färbung wie in der vorausgehenden Figur.

Figur 61 *a*. Plasmodesmen zwischen zwei Parenchymzellen des Senkers. Vergr. 1000.

Figur 61 *b*. Plasmodesmen zwischen eben solchen Zellen bei schwacher Quellung.

Figur 62. *Viscum album* auf *Robinia Pseudacacia.*

Figur 62. Eine gestreckte Parenchymzelle des Senkers neben zwei Markstrahlzellen der Wirthspflanze. Vergr. 1000.

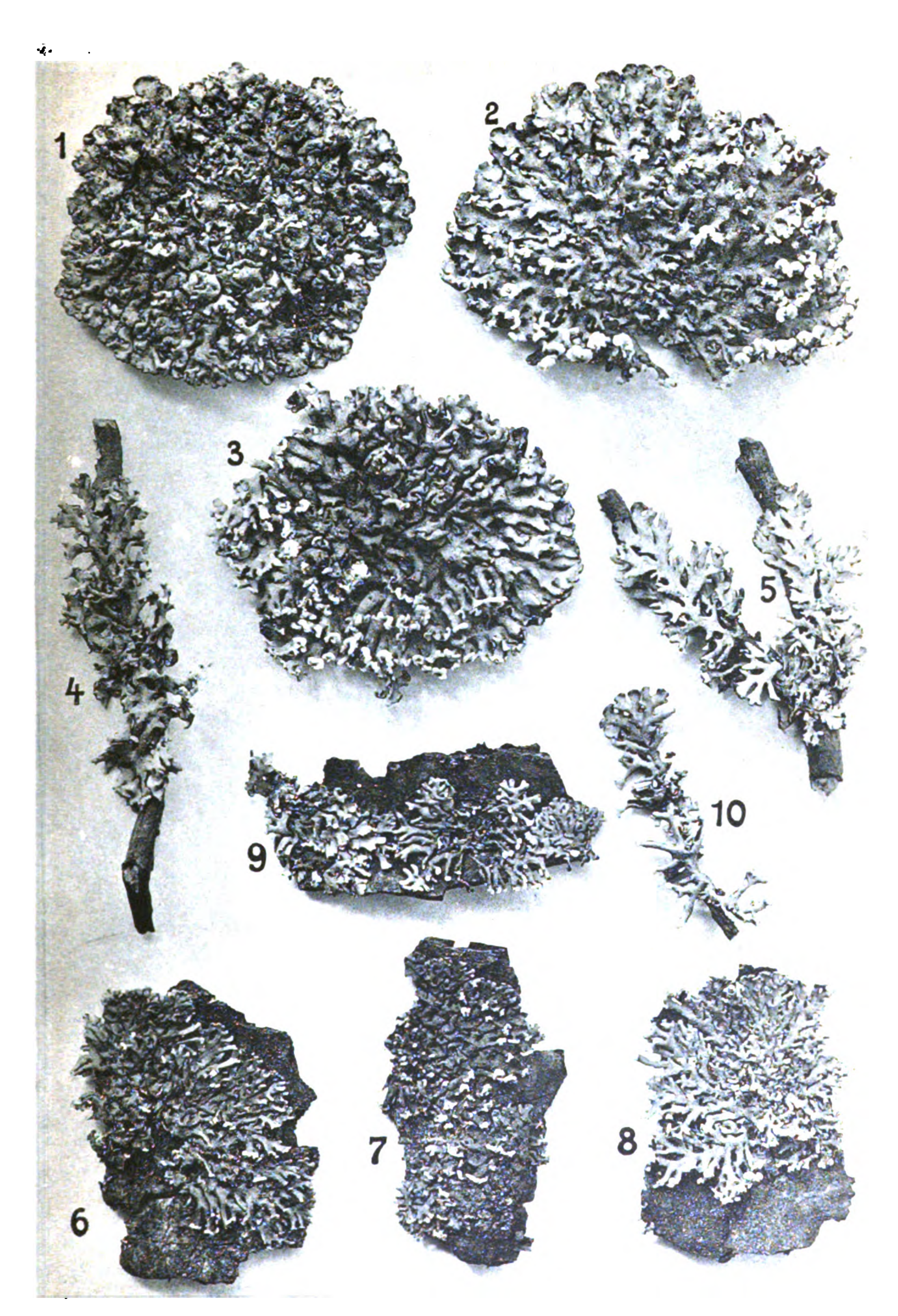
Figur 63. *Viscum album* auf *Pirus Malus.*

Figur 63. Eine Parenchymzelle des Senkers und drei Fasertracheïden der Wirthspflanze Von der mittleren Fasertracheïde im Bilde führen Tüpfel nach dem Senker bis zur gemeinsamen Mittellamelle der Wand. Vergr. 1000.

Inhalt

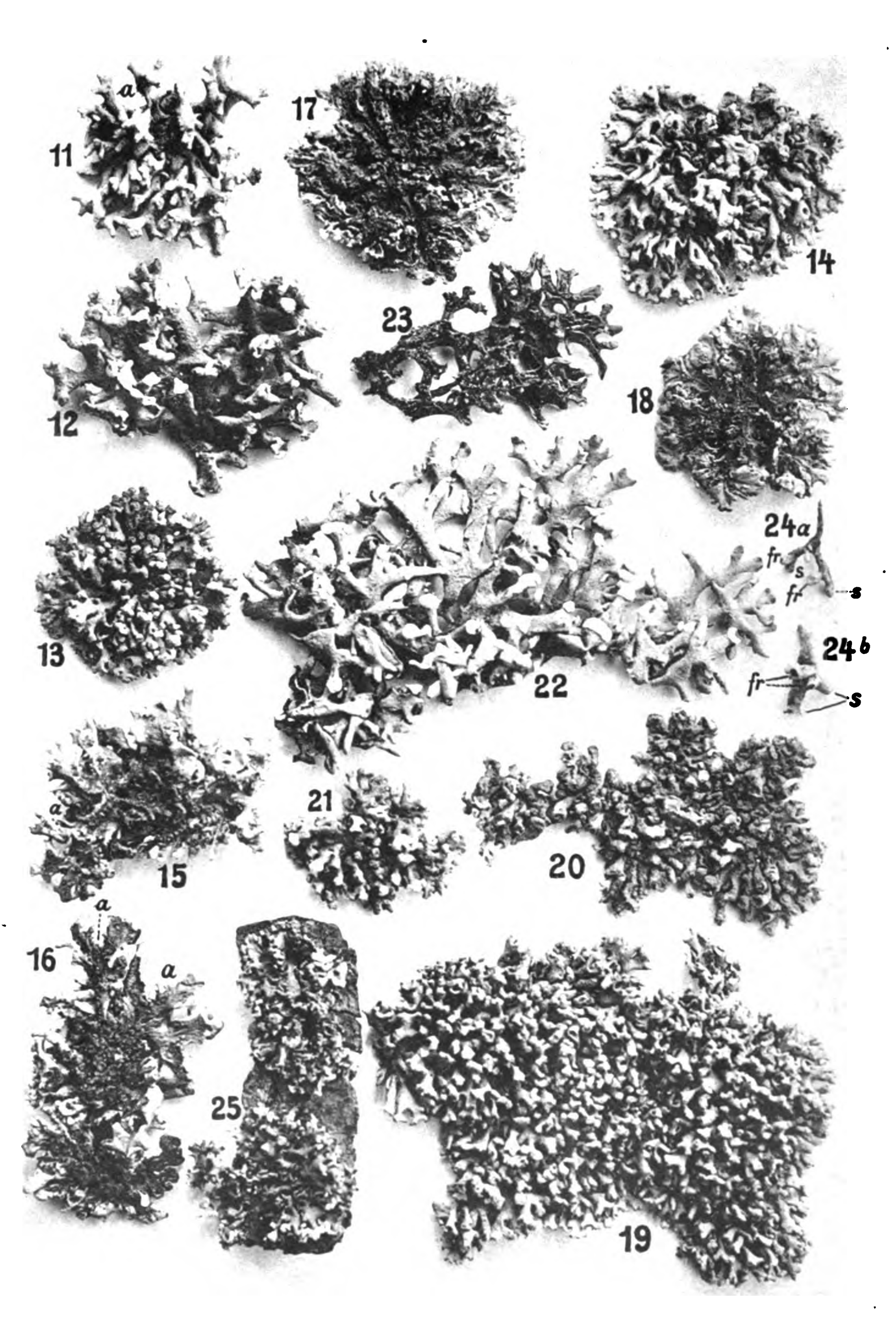
des vorliegenden 3. Heftes, Band XXXVI.

Seite



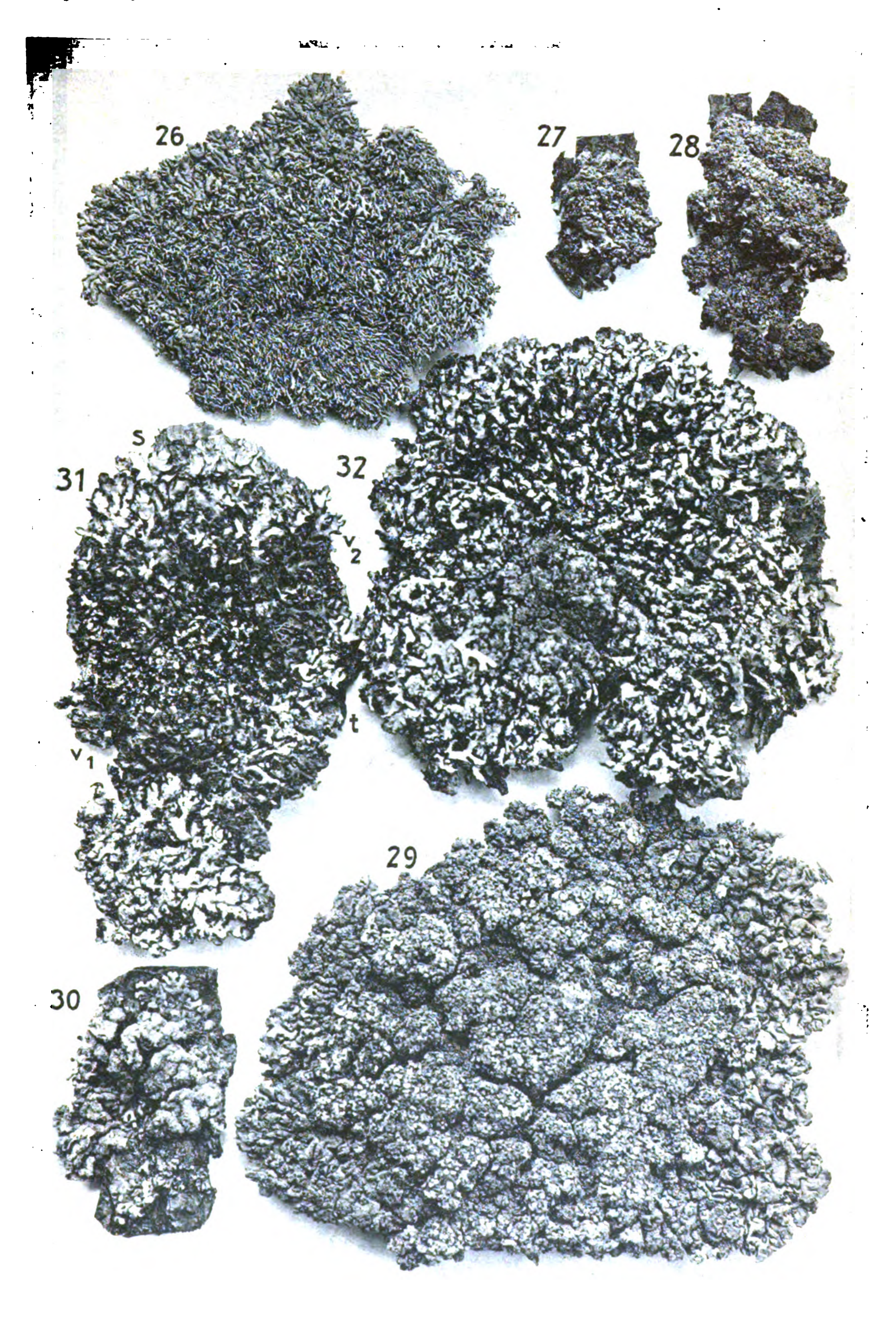
Arnemann phot.

Dr. Trenkler & Co., Leipzig

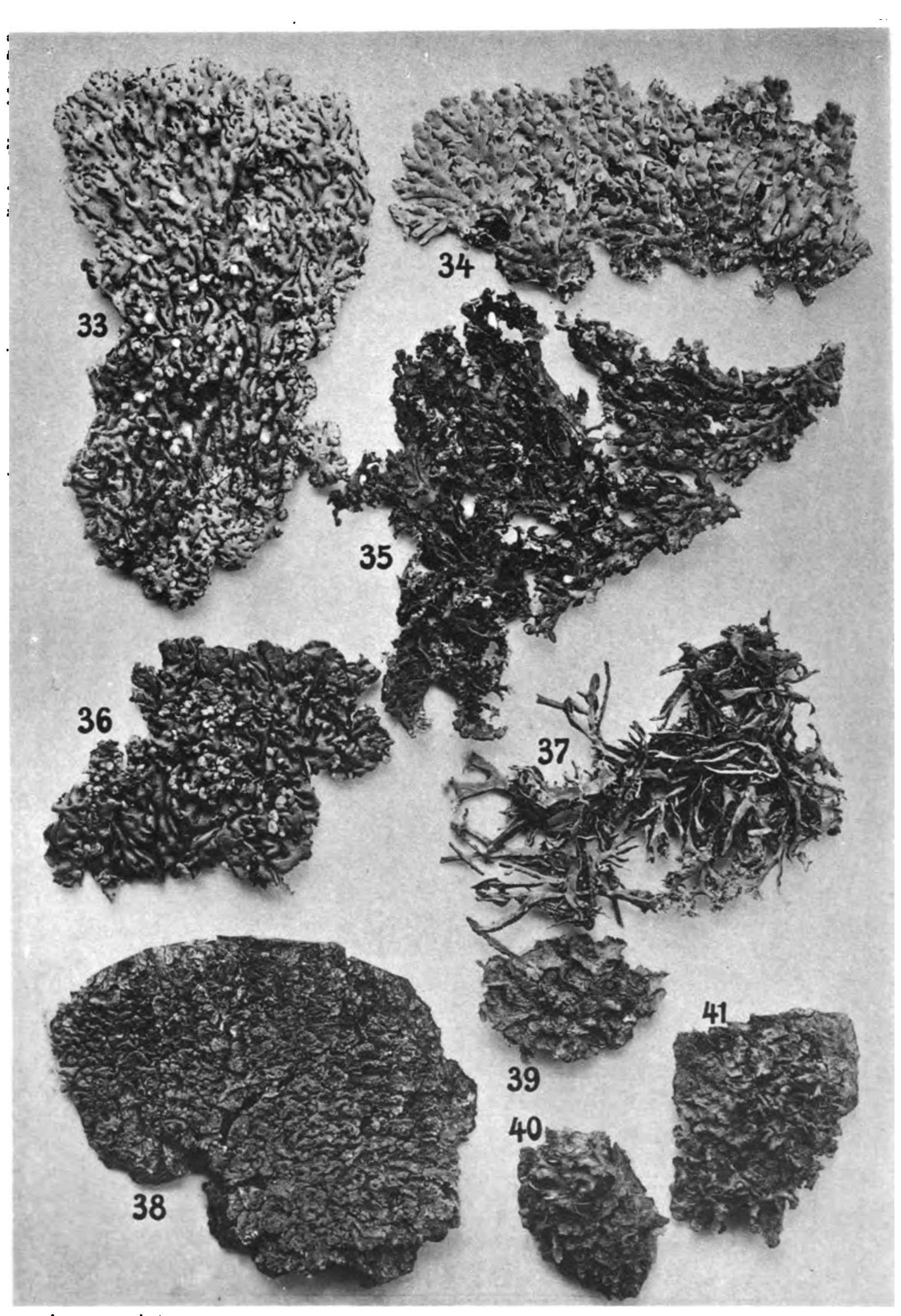


Arnemann phot.

Dr. Trenkler & C

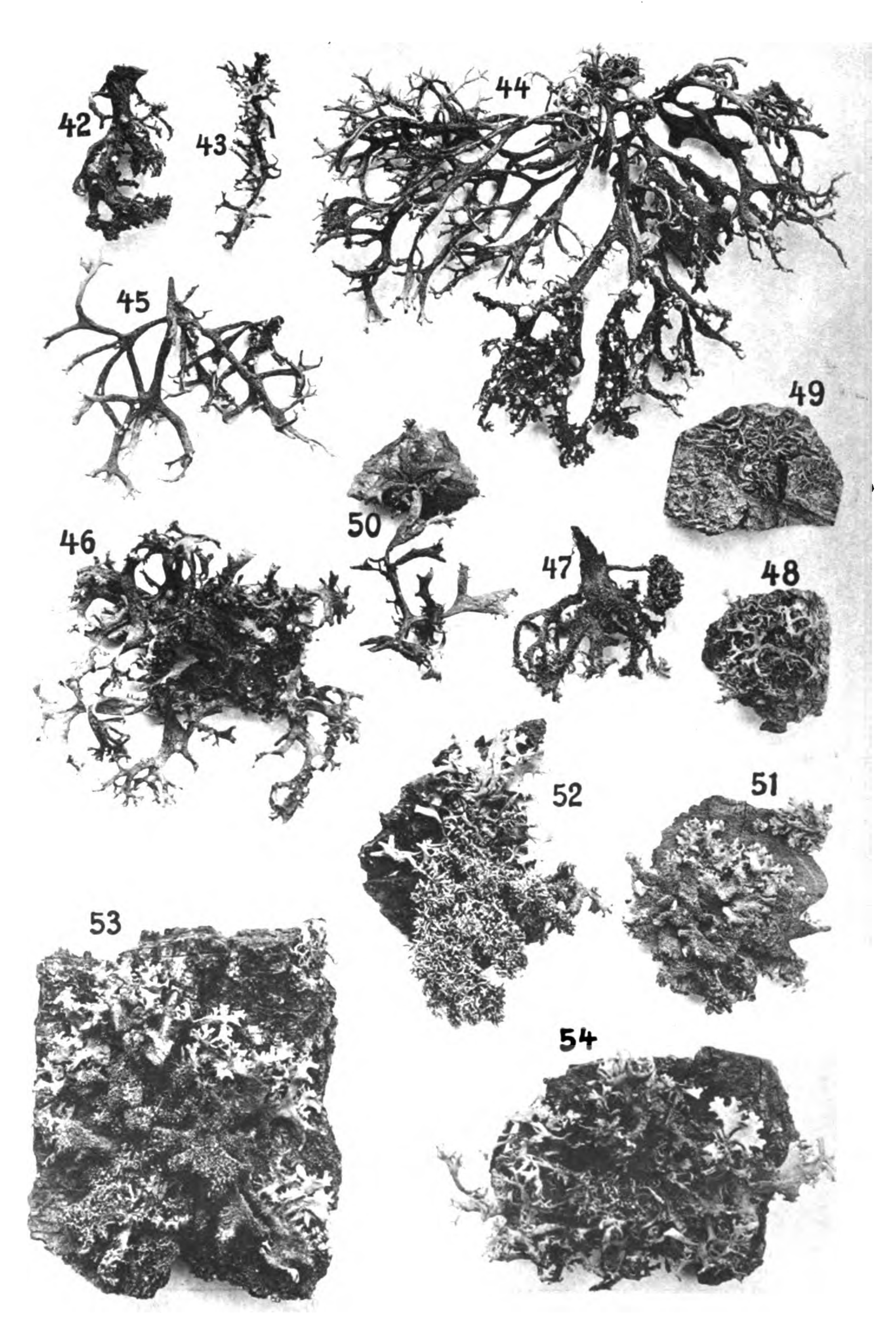


Arnemann phot.



Arnemann phot.

Dr. Trenkler & Co.

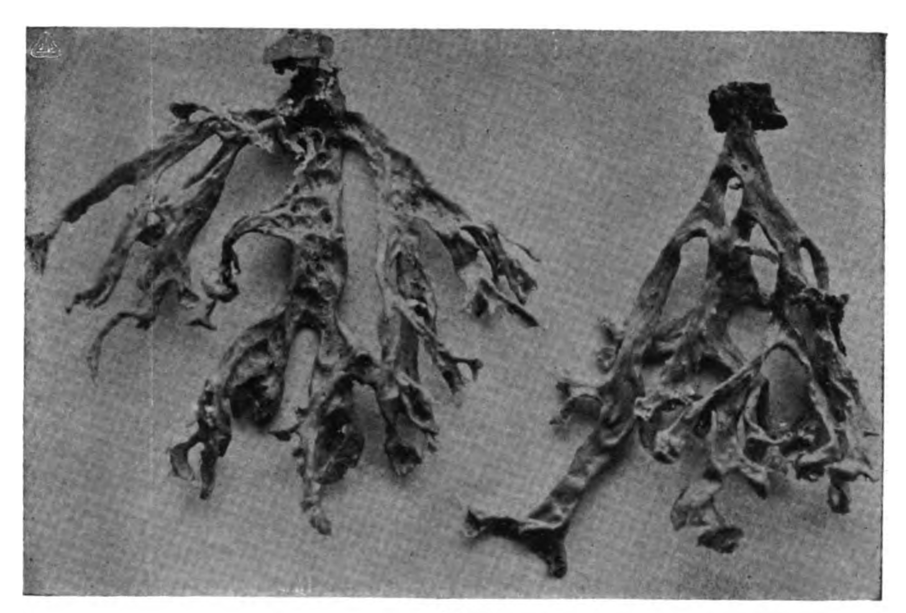


Arnemann phot.

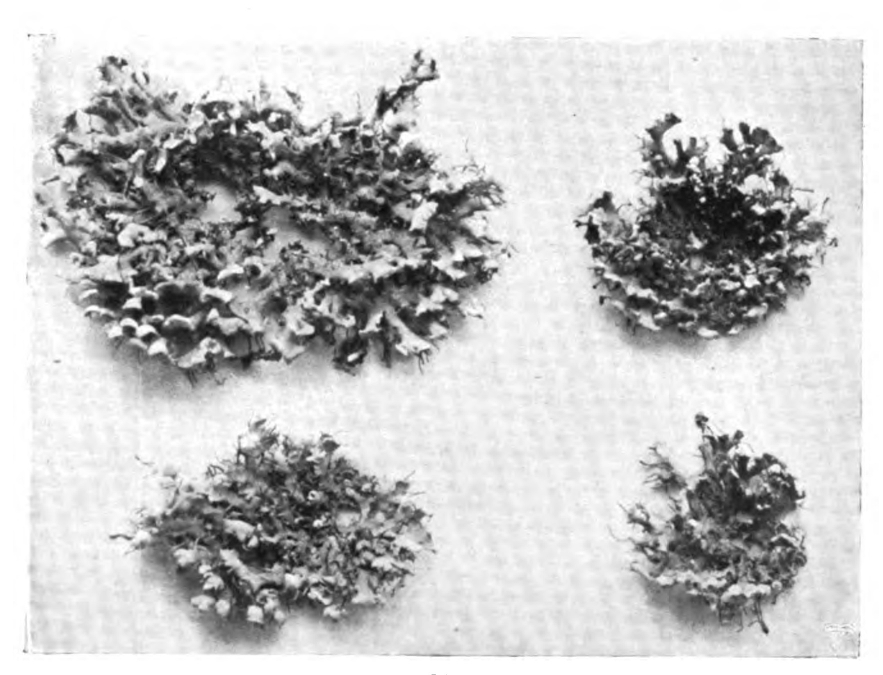
55.

56.

Arnemann phot.

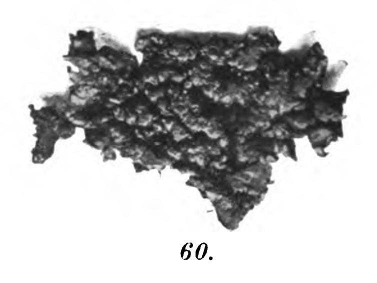


57.



58.

59.



60.

Arnemann phot. (59, 60 u. 61); Bitter del. (62 u. 63).

n

o

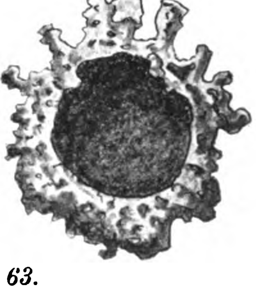
61.





62.





63.

1. 2 3 4 11. 5 12 22. 23. 24. 13. 21 25 32. 34. 33.

6.

8.

10

7b

9

16

14

18

15

17

19

20

26.

28.

30

27.

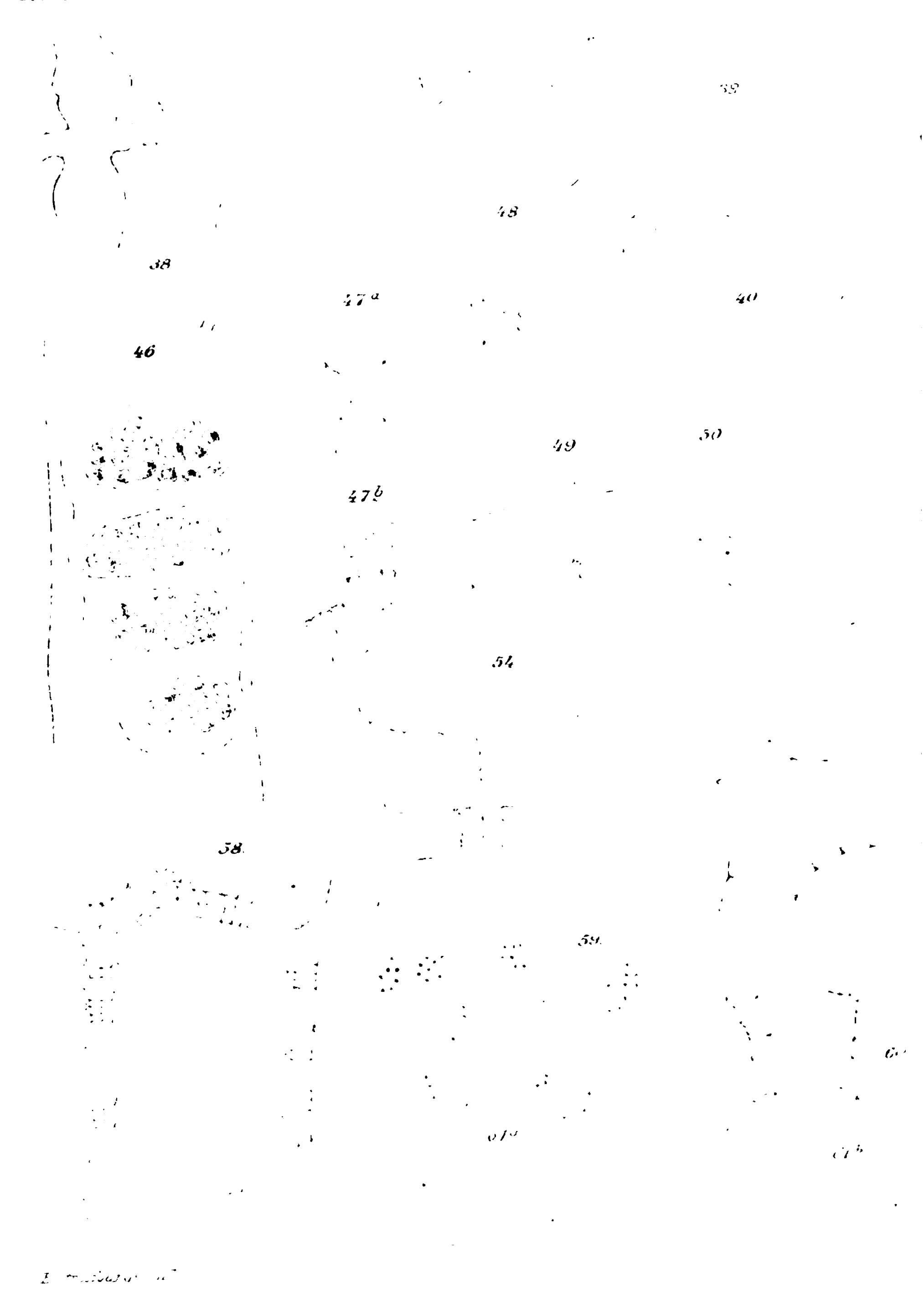
29.

35.

31.

36

37.



Taf. XV

41

42

43

44

45

52

53

51

56

57

55

62

63

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Sechsunddreissigster Band. Viertes Heft
Mit 2 Tafeln und 10 Textfiguren

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1901

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an
**rofessor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August
s 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 46,
Schönebergerstrasse 17a.**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1, 2 u. 3, Band XXXVI.

Ueber den Einfluss der Nahrung auf die Enzymbildung durch *Monilia Sitophila* (Mont.) Sacc.[1]

Von

F. A. F. C. Went.

I. Historisches.

Bekanntlich haben die Thierphysiologen, besonders in der letzten Zeit Pavloff und seine Schüler, festgestellt, dass die Enzymabscheidung der Drüsenzellen des Darmkanals sehr stark beeinflusst wird durch allerhand Reize, welche theilweise durch das Nervensystem zu den Drüsenzellen hingeleitet werden, theilweise direct als Ernährungsreize auf die Zellen einwirken.

Wie steht es mit unseren Kenntnissen auf diesem Gebiete, was die Pflanzenzelle anbetrifft? Inwieweit wirken hier äussere Umstände fördernd oder hemmend auf die Enzymbildung ein? Viele Untersuchungen sind zur Beantwortung dieser Frage noch nicht angestellt, am wenigsten bei höheren Pflanzen, wo übrigens auch die Versuchsbedingungen mit den meisten Schwierigkeiten verknüpft sind. Hier sind fast nur zu erwähnen einige Experimente von Brown und Morris[2]) mit Gerstenkeimlingen. Diese stellten fest, dass das Epithelium des Scutellums Diastase abscheidet sowohl bei Anwesenheit als bei Abwesenheit von Stärke in gleich grosser Menge, dass dagegen die Verzuckerung der Stärke der Endospermzellen fast ganz sistirt wird, wenn die jungen Keimlinge irgend ein leicht assimilirbares Kohlenhydrat aufnehmen können. Diese Hem-

1) Eine vorläufige Mittheilung über diese Untersuchungen publicirte ich in Zittingsverslag der Koninkl. Akademie v. Wetenschappen. Afd. Wis- en Natuurk. Amsterdam, 26. Januar 1901.

2) Horace T. Brown and G. Harris Morris. Researches on the Germination of some of the Gramineae. Journal of the Chemical Society. Vol. LVII, 1890, Transactions p. 495.

mung der Stärkelösung wird von den genannten Autoren einer verminderten Diastaseabscheidung zugeschrieben, sodass dieselben als ihre Meinung angeben, dass: „The secretion of diastase by the epithelium may be regarded to some extent as a starvation phenomenon“.

Grüss[1]) schliesst sich dieser Meinung theilweise an, indem er glaubt, dass Mangel an löslichen Kohlenhydraten die Absonderung der Diastase anregt, während es dagegen noch fraglich sei, ob die Anwesenheit derselben diese Thätigkeit zum Stillstand bringe.

Weiter hat Detmer[2]) gezeigt, dass in Luft keimende Weizenkörner Diastase bilden, während dagegen keine oder fast keine Diastase gebildet wird in einer Wasserstoffatmosphäre; das braucht jedenfalls keine directe Wirkung der Sauerstoffentziehung zu sein, sondern kann durch die Unterdrückung der Keimung erklärt werden. Grüss[3]) hat ebenfalls für Oxydasen — welche er für identisch hält mit der Diastase — wahrscheinlich gemacht, dass dieselben bei verschiedenen höheren Gewächsen bei Mangel an freiem Sauerstoff nicht gebildet werden.

Bei niederen Pflanzen ist in dieser Hinsicht mehr bekannt geworden. Was Bakterien anbetrifft, finden wir erstens eine Arbeit von Wortmann[4]); dieser liess Bakterien auf Stärke einwirken mit und ohne Zugabe einer anderen C-Quelle und erhielt als Resultat, dass die Bakterien ihre Wirkung auf die Stärke nur dann ausüben (und diese Wirkung war eine Verzuckerung durch eine abgeschiedene Diastase), wenn ihnen ausser derselben keine andere benutzbare Kohlenstoffverbindung zu Gebote steht, und zugleich der Zutritt der atmosphärischen Luft nicht verhindert ist. Indessen muss bemerkt werden, dass Wortmann zu einer Zeit arbeitete, wo Reinkulturen von Bakterien noch wenig benutzt werden; derselbe gebrauchte daher ein Bakteriengemisch, welches er aus faulenden Erbseninfusionen erhielt und die Möglichkeit war nicht ausgeschlossen, dass bei wechselnden Ernährungsverhältnissen jedesmal eine andere Bakterienart die Ueberhand gewann. Es kann

1) J. Grüss, Beiträge zur Physiologie der Keimung. Landwirthschaftl. Jahrb., Bd. 25, 1896, p. 442.

2) W. Detmer, Ueber die Entstehung stärkeumbildender Fermente in den Zellen höherer Pflanzen. Botan. Ztg. 1883, p 601.

3) J. Grüss, l. c., p. 424.

4) J. Wortmann, Untersuchungen über das diastatische Ferment der Bakterien. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 6, 1882, p. 287.

also auch kein Wunder nehmen, dass später Krabbe[1]) zu einem ganz entgegengesetzten Resultate kam, und mittheilt, dass „nach seinen Erfahrungen die Wirkung der Bakterien auf intacte Stärkekörner bei Anwesenheit von Eiweisssubstanzen, also unter günstigen Ernährungsbedingungen, eine intensivere ist als dann, wenn sie sich im Hungerzustande befinden.“

In diesen Arbeiten vermissen wir jede Angabe, um welche Bakterienart es sich handelte, und jedenfalls wäre das nothwendig, da ja schon im Voraus zu erwarten war, dass sie sehr verschiedene specifische Befähigung zur Enzymbildung besitzen würden. Das stellte sich dann auch heraus bei weiteren Untersuchungen. Einige kurze Bemerkungen darüber finden wir bei Beyerinck. Für die Leuchtbakterien giebt er an[2]), dass die Anwesenheit von irgend einer Zuckerart im Nährboden bei *Photobacterium luminosum* und *indicum* die Abscheidung eines tryptischen Enzyms verhindert, dagegen nicht diejenige der Diastase. Dagegen erwähnt er, dass er eine andere (nicht näher angegebene) Bakterienart gefunden hat, welche viel Diastase abscheidet, und wo dieser Process zeitweise sistirt wird durch die Anwesenheit von viel Maltose im Nährboden. Für den Kahmpilz (*Saccharomyces Mycoderma* var. *cerevisiae* und *vini*) theilt er mit[3]), dass derselbe in Gelatine eingeschlossen keine Invertase erzeugt, dieses dagegen wohl thut in flüssigen Nährmedien.

Ausführliche Untersuchungen über diesen Gegenstand sind angestellt worden von Fermi. Dieselben betrafen erstens[4]) ein trypsinartiges (Gelatine verflüssigendes) Enzym, welches von vielen Bakterien abgeschieden wurde, wenn dieselben auf eiweisshaltigem Nährboden gezogen wurden, während auf Bouillon die Enzymabsonderung gewöhnlich etwas geringer war als auf Nährgelatine. Auf eiweissfreiem Nährboden scheiden die meisten Bakterien kein Trypsin aus; bei Ernährung mit anorganischen Stickstoffverbindungen und Glycerin wurde von 18 untersuchten Arten das Enzym blos

---

1) G. Krabbe, Untersuchungen über das Diastaseferment. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 21, 1890, p. 564.

2) M. W. Beyerinck, Sur l'aliment photogène et l'aliment plastique des bactéries lumineuses. Arch. Néerlandaises T. XXIV, p. 391.

3) M. W. Beyerinck, Ueber Nachweis und Verbreitung der Glukase, das Enzym der Maltose. Centralbl. f. Bakteriologie, 2. Abth., Bd. I, 1895, p. 226.

4) C. Fermi, Weitere Untersuchungen über die tryptischen Enzyme der Mikroorganismen. Centralbl. f. Bakteriologie, Bd. X, 1891, p. 405.

gebildet von *Bacillus prodigiosus* und *Bacillus pyocyaneus*, von diesen letzteren auch aber nicht, wenn anstatt Glycerin Kohlenhydrate, wohl aber wenn Mannit als C-Quelle benutzt wurde. Auf Asparagin, ebenso wie auf Glykosiden wurde kein proteolytisches Ferment gebildet mit der alleinigen Ausnahme von *Bacillus subtilis* auf Saponin. Zusatz von 0,5 % Antipyrin, Chinin oder Strychnin zur Bouillon hemmen die Enzymabscheidung mehr oder weniger auch bei üppigem Wachsthum der Bakterien.

Eine zweite Reihe von Versuchen von Fermi und Montesano[1]) betraf die Abscheidung einer Invertase durch Bakterien. Die uns hier interessirenden Resultate wurden von den Autoren folgendermassen zusammengefasst: „Unter 70 Mikrobenarten üben in den gewöhnlichen mit Rohrzucker versetzten Bouillonkulturen eine invertirende Wirkung aus: *Bacillus Megatherium*, Bacillus des Kieler Hafens, *Proteus vulgaris*, *Bac. fluorescens liquefaciens*, weisse Hefe, Rosa-Hefe; eine unbeständige: die Choleravibrionen und *Vibrio Metschnikovii*. Die Production von Invertin findet nicht nur bei Vorhandensein von Zucker, sondern auch in nicht gezuckerter, mit Glycerin vermengter Bouillon statt. In peptonisirter, kein Glycerin enthaltender oder in Traubenzucker enthaltender Bouillon fällt die Production von Invertin beim Bacillus des Kieler Hafens und *Bac. fluor. liquef.* aus, und ist unbeständig bei *Megatherium* und weisser Hefe. Die Mikroben bilden auch auf eiweissfreien Substraten Invertin. In einer Nährsalzlösung mit Glycerin produciren sie sämmtlich Invertin, mit Ausnahme des Kieler Bacillus und *Proteus vulgaris* (letzterer unbeständig). Solches findet auch in einer Nährsalzlösung mit Rohrzucker statt, mit Ausnahme des *Proteus vulgaris*. Mittels der Wärme kann man die Invertinproduction verringern oder aufheben, das Inversionsvermögen einiger Mikroben auch auf mehrere Generationen verringern oder zerstören.“

Ueber die eigentlichen Pilze finden wir in der zuletztgenannten Abhandlung die Mittheilung, dass *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* Invertase bilden in einer reinen 5proc. Glycerin- oder Rohrzuckerlösung (also ohne Zusatz irgend einer stickstoffhaltigen Nährsubstanz). Büsgen hat gezeigt[2]), dass *Aspergillus Oryzae*

1) C. Fermi und G. Montesano, Die von den Mikroben bedingte Inversion des Rohrzuckers. Centralbl. f. Bakteriologie, 2. Abth., Bd. I, 1895, p. 542.

2) M. Büsgen, *Aspergillus Oryzae*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd III, 1885, p. LXX.

ein diastatisches Enzym nicht nur abscheidet bei Anwesenheit von Stärke, sondern auch wenn die Nährlösung eine 5proc. Lösung von Traubenzucker in Fleischextract ist.

Ausser diesen mehr gelegentlichen Beobachtungen finden wir mehr eingehende Studien über unseren Gegenstand in einer schönen Arbeit von Fernbach[1]) über die Invertase bei verschiedenen Hefearten. Derselbe hat festgestellt, dass die Zuckerart, welche als Nahrung geboten wurde (Maltose oder Saccharose) von keinem oder sehr geringem Einfluss auf die Enzymbildung ist, dass dagegen die stickstoffhaltige Nahrung dabei sehr in Betracht kommt. Während z. B. im Grünmalzextract und im Hefezellenextract viel Invertase gebildet wurde, war die Menge dieses Enzyms sehr unbedeutend, wenn als stickstoffhaltige Nährsubstanz Trockenmalzextract geboten wurde; wenn aber 2% Pepton zugesetzt wurden, konnte eine sehr energische Enzymbildung constatirt werden. Zusatz von 1% Ammoniumphosphat zum Hefewasser schien die Invertaseproduction herabzudrücken.

Duclaux[2]) hat bei einem nicht näher definirten *Aspergillus* gefunden, dass derselbe ein stärkelösendes Enzym abscheidet, aber keine Invertase, kein Labenzym und kein proteolytisches Enzym, wenn als Nahrung geboten wird Calciumlactat, ein Ammoniumsalz und die übrigen anorganischen Nährsalze. Bildet dagegen Zucker die Nahrung, dann wird Invertase abgeschieden, aber keins der anderen obengenannten Enzyme. Endlich werden ein proteolytisches und ein Labenzym gebildet, wenn der Pilz sich auf Milch entwickelt. Bei *Penicillium glaucum* fand er ähnliche Thatsachen, indessen mit Verschiedenheiten, welche auf die specifisch verschiedene Befähigung zur Enzymabscheidung hinweisen. Wird Calciumlactat oder Zucker als Nahrung gegeben, dann wird Invertase abgeschieden, aber weder Labenzym, noch proteolytische oder amylolytische Enzyme. Enthält die Nahrung Stärke, Glycerin oder Liebig's Fleischextract, dann wird ausser Invertase auch ein stärkeverzuckerndes Enzym gebildet, während auch hier bei Kultur auf Milch in diese Flüssigkeit ein Labenzym und ein proteolytisches Enzym abgeschieden werden.

---

1) A. Fernbach, Sur l'invertase ou sucrase de la levure. Annales de l'Institut Pasteur. T. 4, 1890, p. 641.

2) E. Duclaux, Traité de Microbiologie. T. II, 1899, p. 84.

Endlich finden wird eine Arbeit von Katz[1]); derselbe kultivirte Pilze auf Nährlösungen, welche lösliche Stärke enthielten und untersuchte, nach wieviel Zeit die Flüssigkeit keine Bläuung mit Jod mehr ergab; daraus werden Schlüsse gezogen in Betreff der Quantität der gebildeten Diastase. Wenn auch die Methode nicht vollkommen fehlerfrei war, da zum Vergleich der Quantitäten eines Enzyms in zwei verschiedenen Flüssigkeiten, dieselben keine verschiedene Zusammensetzung haben dürfen, so scheint doch wohl aus den Versuchen hervorzugehen, dass die Verflüssigung der Stärke durch *Penicillium glaucum* schneller stattfindet, wenn nur Stärke als Kohlenstoffquelle gegeben wird, als wenn verschiedene andere Nährsubstanzen vorhanden sind: Rohrzucker und Traubenzucker in 1,5 oder 2 % scheinen den Process ganz zu sistiren, mit 3 % Maltose oder 4 % Glycerin wurde er etwa dreifach verlangsamt, durch 3 % Milchzucker, 2 % Kaliumtartrat und 3 % Chinasäure etwa zweifach. Peptonzusatz zur Nährlösung beschleunigte den Stärkeverflüssigungsprocess sehr ansehnlich. Meines Erachtens bilden diese Versuche keinen ausreichenden Beweis für den von Katz gezogenen Schluss: „dass eine Hemmung der Diastasebildung dann eintritt, wenn solche Stoffe, die durch die Diastase gebildet werden, bereits vorhanden sind, und dass andere Stoffe, auch wenn sie gute Nährstoffe sind, keine Hemmung der Diastasebildung zu Stande bringen.“ Verallgemeinert kann dieser Schluss jedenfalls nicht werden, da Katz bei Versuchen mit *Aspergillus niger* nur dann eine Hemmung der Stärkeverflüssigung beobachtete, wenn sehr starke Zuckerlösungen benutzt wurden, welche jedenfalls schon an sich einen hemmenden Einfluss auf die Wirkung der etwa abgeschiedenen Diastase ausüben. Katz bestätigte weiterhin die schon früher gemachte Beobachtung, dass *Aspergillus niger* auch Diastase bildet, wenn er auf einem stärkefreien, zuckerhaltigen Substrat gezogen wird.

Aus dieser kurzen historischen Skizze ergiebt sich, dass die Anzahl der Arbeiten, welche sich nicht gelegentlich, sondern mehr speciell mit unserem Gegenstand beschäftigen, nicht gerade gross ist, und dass die erhaltenen Resultate zwar darauf hinweisen, dass die Enzymproduction ziemlich stark von äusseren Umständen beeinflusst wird, dass sich aber die verschiedenen Pflanzen sehr

---

1) J. Katz, Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 599.

ungleich verhalten, sodass es wohl angezeigt scheint, einmal für eine Anzahl verschiedener Pilze, Bakterien und höherer Gewächse diese Frage zu untersuchen, dass es jedenfalls gerathen scheint, aus dem vorhandenen Thatsachenmaterial noch keine Schlüsse von allgemeiner Tragweite zu ziehen, es sei denn, dass man dieselben nur als Hypothesen zur Anregung weiterer Arbeiten aufstellt.

Ich habe nun die Sache näher erforscht bei *Monilia sitophila* (Mont.) Sacc., einem technischen Pilze Java's, der sich als sehr geeignet für diese Untersuchungen herausstellte. Derselbe wurde an anderer Stelle näher beschrieben[1]) und dort auch seine Ernährungsverhältnisse skizzirt; ich musste mich hierüber einigermassen orientiren, bevor ich die hierunter beschriebenen Untersuchungen anstellen konnte.

Der Pilz wurde meistens in flüssiger Nährlösung gezogen bei einer Temperatur von 30° C. und zwar im Dunklen, um einem Einfluss des Lichtes sowohl auf den Pilz als auf etwaige gebildete Enzyme vorzubeugen. Bei vergleichenden Versuchen wurde natürlich mit gleich grossen Flüssigkeitsmengen in gleichen Kolben gearbeitet, wobei die Aussaat aus der gleichen Menge Mycelium bestand, aus einer und derselben Kultur stammend. Meistens wurden Nährlösungen von genau bekannter Zusammensetzung benutzt, wie unten angegeben wird; um Wiederholungen zuvorzukommen, mag nur bemerkt werden, dass dort, wo keine Nährsalze von vornherein vorhanden waren, immer 0,1 % Kaliumphosphat und 0,05 % Magnesiumsulfat zugesetzt wurden. Die benutzten Nährsubstanzen wurden, wo nicht anders bemerkt, im reinen Zustande angewandt; verschiedene derselben wurden bezogen aus der chemischen Fabrik von E. Merck in Darmstadt und soweit die vorhandene Quantität es zuliess, noch einmal umkrystallisirt. Einige der selteneren Zuckerarten erhielt ich von den Herren Collegen Lobry de Bruin und Wijsmann, kohlenhydratfreies Pepton und Caseïn vom Herrn Collegen Pekelharing[2]). Wo Zahlen für Polarisation angegeben sind, wurden diese immer bestimmt im 200 mm-Rohr mit dem Halbschattenapparat nach Laurent.

Monilia sitophila kann mindestens 10 verschiedene Enzyme bilden, von welchen einige nur ganz oberflächlich untersucht wurden,

---

1) Centralblatt f. Bakteriologie, 2. Abth., Bd. VII, 1901.

2) Ich möchte an dieser Stelle den genannten Herren meinen Dank aussprechen für ihre freundliche Unterstützung.

andere dagegen mehr eingehend studirt wurden. Ich werde zunächst das mir am genauesten bekannt gewordene Enzym beschreiben, die Maltoglucase.

II. Maltoglucase.

Maltoglucase nenne ich ein Enzym, welches Maltose zu d-Glucose hydrolysirt. Dieses Enzym wurde von seinem Entdecker Cusenier[1]) Glucase genannt, welcher Name später adoptirt wurde von anderen Forschern, z. B. von Beyerinck[2]). Demgegenüber giebt es eine Menge Untersucher, z. B. die ganze französische Schule, welche dasselbe Enzym Maltase nennen. Wie getheilt die Meinungen sind, geht daraus hervor, dass von den vier in letzter Zeit erschienenen zusammenfassenden Bearbeitungen der Enzyme, in drei der Name Maltase (Effront, Duclaux, Oppenheimer), im vierten (Grüss) der Name Glucase gebraucht wird. Das wäre nun noch nicht so schlimm, wenn man nur einmal weiss, dass dieses zwei Namen für dieselbe Substanz sind, wobei jede Partei mit beiden Namen zufrieden sein kann, seitdem Croft Hill[3]) gezeigt hat, dass dieses Enzym sowohl Glucose aus Maltose bilden kann, als auch den umgekehrten Process zu Stande bringen kann (es mag hier kurz erwähnt werden, dass ich das bei dem uns beschäftigenden Enzym bestätigt fand). Nun kommt aber hinzu, dass der Name Maltase von Wijsmann[4]) und Beyerinck[5]) in einem ganz anderen Sinne benutzt wird, nämlich für ein Enzym, welches Veranlassung ist zur Entstehung der Maltose aus Stärke. Deshalb ist der Gebrauch des Namens Maltase entschieden zu verwerfen, wenn man nicht eine grosse Verwirrung hervorrufen will (ähnliches gilt z. B. auch für das Wort „Dextrinase“, das ebenfalls von verschiedenen Beobachtern in verschiedenem Sinne benutzt wird). Der Name Glucase ist aber ebensowenig

---

1) L. Cusenier, Sur une nouvelle matière sucrée diastatique et sa fabrication. Moniteur scientifique, 1886, p. 718.

2) M. W. Beyerinck, Ueber Nachweis und Verbreitung der Glukase, das Enzym der Maltose. Centralbl. f. Bakteriol., II. Abth., Bd. I, 1885, p. 229.

3) A. Croft Hill, Reversible Zymohydrolysis. Journ. Chemic. Soc. Transact., 1898, p. 634.

4) H. P. Wijsmann, De diastase beschouwd als mengsel van maltase en dextrinase. Amsterdam 1889.

5) M. W. Beyerinck, l. c.

brauchbar, wenn derselbe aussagen soll, dass es ein Enzym gilt, welches Glucose bildet, denn unser Pilz bildet noch zwei derartige Enzyme, welche Stärke (resp. Dextrin) und Trehalose in Glucose umwandeln. Ich glaube darum eine Klärung zu bringen, indem ich einen neuen Namen einführe, worin beide Stoffe enthalten sind, sowohl derjenige, welcher umgebildet wird, als derjenige, welcher entsteht; ich spreche deshalb von Maltoglucase.

Dieselbe Nomenclatur wäre übrigens in allen Fällen zu benutzen, wo das bei der Enzymwirkung entstehende Product gut definirt und einfach ist; nur wenn es sich herausstellte, dass dasselbe Enzym sehr verschiedene Körper spalten oder hydrolysiren kann, würde diese Nomenclatur nicht brauchbar sein. Uebrigens ist diese Möglichkeit bis jetzt nicht mit Sicherheit festgestellt; jedenfalls sind die unten mitzutheilenden Beobachtungen keine Stütze für diese Ansicht. Es liegt aber in den meisten Fällen keine Veranlassung vor, den Namen eines Enzyms zu ändern, auch wo zwei Namen benutzt werden wie Invertase und Sucrase, weil jedermann doch weiss, was man darunter versteht; man braucht eben nicht der Sklave seiner Nomenclatur zu werden.

Zieht man *Monilia sitophila* in einer 5proc. Maltoselösung mit 0,5 % KNO_3, so ergiebt sich bald, dass die Maltose in Glucose umgewandelt wird; am klarsten ersieht man dies, wenn man eine Probe der Kulturflüssigkeit vorher und nachher mit essigsaurem Phenylhydrazin auf einem Wasserbad erhitzt; während man anfangs natürlich eine ansehnliche Menge Maltosazon erhält, schwindet dieses bald; aus einer 14 Tage alten Kultur wurde z. B. kein Maltosazon mehr erhalten, sondern reichliche Mengen der Krystallnadeln des Glucosazons.

Die Veränderung der Zusammensetzung der Flüssigkeit konnte gemessen werden mit Hilfe des Polarimeters und der Reduction der Fehling'schen Lösung. 200 ccm einer Maltoselösung (mit 0,5 % KNO_3) werden in zwei gleiche Theile in Kolben vertheilt, nach der Sterilisation die eine Lösung mit dem Pilze geimpft und nach 12tägiger Kultur beide Flüssigkeiten untersucht. Die nicht geimpfte zeigte eine Rechtsdrehung von 11,6°, die andere von 4,3°; von ersterer reducirten 1,56 ccm 10 ccm Fehling'sche Lösung, von letzterer 1,29 ccm, sodass fast alle Maltose in Glucose umgewandelt war. Es konnte dabei leicht gezeigt werden, dass sich in der Kulturflüssigkeit das Enzym befand; dazu wurde filtrirt durch gewöhnliches Filtrirpapier. Dieses hält das Mycelium und die Conidien

des Pilzes vollkommen zurück und hat den grossen Vortheil gegenüber Chamberlandkerzen ausser seiner bequemen Handlichkeit, dass nicht ein Theil des Enzyms in den Poren zurückgehalten wird. Von dem Filtrat wurde die eine Hälfte (*b*) kurz aufgekocht, die andere (*a*) blieb unverändert, beide wurden darauf mit einer gleichen Menge Maltoselösung versetzt und polarisirt. Dann wurde, um die Einwirkung von Mikroorganismen auszuschliessen, etwas Toluol zugesetzt; dieses wirkt als Antisepticum, hat aber dabei den Vorzug gegenüber verschiedenen anderen Antisepticis, dass es für das Enzym harmlos ist. Nach 2 und 4 Tagen wurden beide Flüssigkeiten wieder untersucht und dabei die folgenden Zahlen erhalten:

	ursprüngliche Rotation	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen
a (nicht erhitzt)	$+8{,}23^0$	$+7{,}68^0$	$+6{,}65^0$
b (aufgekocht)	$+8{,}42^0$	$+8{,}36^0$	$+8{,}42^0$

In *b* war das Enzym durch das Kochen vernichtet, während in *a* die Rechtsdrehung sich verminderte durch die Hydrolysirung der Maltose. In der Kulturflüssigkeit befand sich also Maltoglucase.

Nachdem durch diese Vorversuche die Fähigkeit des Pilzes zur Abscheidung der Maltoglucase erwiesen war, wurde der Einfluss der C-Nahrung auf diese Abscheidung geprüft und zwar erstens die Art der C-Quelle näher in Betracht gezogen.

In kleine Kolben wurden je 100 ccm einer Flüssigkeit gebracht, welche 0,5 % NH_4NO_3 enthielt (mit Ausnahme der Nummern 31, 32 und 33) und eine in der folgenden Tabelle in Spalte I angegebene Kohlenstoffnahrung. Nachdem sich der Pilz eine bestimmte Anzahl Tage entwickelt hatte (in Spalte II angegeben), wurde die Flüssigkeit abfiltrirt, die Ernte im Trockenzustande gewogen (Spalte III), das Volum des Filtrats bestimmt und 50 ccm hiervon mit der gleichen Menge einer 10proc. Maltoselösung vermischt. (Es wurde immer nur die eine Hälfte der Flüssigkeit hierzu benutzt, die andere Hälfte dagegen mit dem gleichen Volum Wasser gemischt, weil die Möglichkeit bestand, dass die schon in der Lösung vorhandenen Stoffe eine Rotationsänderung zeigen würden. Das war beim Dextrin, bei der Raffinose, der Stärke und der Saccharose wirklich dort der Fall, wo diese Substanzen noch nicht ganz vom Pilze umgewandelt waren, sonst wurde keine Aenderung constatirt. Bei den genannten Kohlenhydraten wurde diese Drehungsänderung natürlich als Correction bei der Maltose-

flüssigkeit in Rechnung gebracht). Darauf wurde polarisirt, etwas Toluol zugesetzt und nach einer bestimmten Anzahl von Stunden (Spalte IV) zum zweiten Male polarisirt (öfter liegen noch andere Polarisationen dazwischen, welche ich aber nicht in der Tabelle angeführt habe, da dieselben nichts mehr lehren würden). Wo Maltoglucase vorhanden war, hatte sich die Rechtsdrehung vermindert mit einer Zahl, welche, nach einer kleinen Correctur für das totale Volum des Filtrats, aus Spalte V zu ersehen ist (das Zeichen — deutet eine Abnahme, + eine Zunahme der Rotation an).

I. C-Nahrung	II. Alter d. Kultur	III. Ernte	IV. Versuchsdauer	V. Rotationsänderung
1. 5 g Dextrin	20 Tage	61 mg	96 Stunden	— 6,55°
2. 5 „ Raffinose . . .	14 „	293 „	72 „	— 4,38°
3. 5 „ Stärke	20 „	122 „	96 „	— 4,03°
4. 5 „ Cellulose . . .	20 „	— „	96 „	— 1,43°
5. 2 „ Glycogen . . .	14 „	36 „	96 „	— 0,60°
6. 2 „ Trehalose . . .	17 „	20 „	50 „	— 0,56°
7. 2 „ Trehalose . . .	13 „	24 „	72 „	— 0,36°
8. 5 „ Galactose . . .	14 „	12 „	72 „	— 0,51°
9. 1 „ Xylose	9 „	98 „	72 „	— 0,41°
10. 1 „ Xylose	9 „	112 „	72 „	— 0,40°
11. 5 „ Saccharose . .	20 „	21 „	96 „	— 0,34°
12. 2,5 g l-Arabinose .	14 „	6 „	72 „	— 0,09°
13. 1 g d-Mannose . .	9 „	50 „	72 „	— 0,01°
14. 1 „ d-Mannose . .	9 „	41 „	72 „	— 0,04°
15. 5 „ Arabin	19 „	14 „	72 „	+ 0,04°
16. 2 „ Inulin	14 „	1 „	72 „	— 0,02°
17. 5 „ Mannit	20 „	22 „	96 „	+ 0,03°
18. 5 „ Dulcit	19 „	9 „	72 „	+ 0,03°
19. 5 „ Isodulcit	19 „	15 „	72 „	+ 0,04°
20. 1 „ Sorbit	14 „	3 „	96 „	— 0,02°
21. 5 „ Erythrit	19 „	10 „	72 „	+ 0,02°
22. 5 „ Glycerin . . .	44 „	— „	96 „	+ 0,01°
23. 5 „ Glycerin	48 „	— „	72 „	+ 0,01°
24. 5 „ Natriumacetat .	48 „	— „	72 „	— 0,03°
25. 5 „ Natriummalat .	48 „	— „	72 „	— 0,05°
26. 5 „ Natriumsuccinat	20 „	1 „	96 „	+ 0,03°
27. 5 „ Kaliumtartrat .	20 „	14 „	96 „	+ 0,06°
28. 5 „ Kaliumcitrat .	20 „	1 „	96 „	— 0,02°
29. 5 „ Aethylacetat . .	20 „	8,5 „	96 „	0,00°
30. 5 „ Butterfett . . .	30 „	— „	96 „	0,00°
31. 5 „ Glycocoll . . .	20 „	19 „	96 „	0,00°
32. 5 „ Asparagin . . .	20 „	19 „	96 „	— 0,05°
33. 5 „ Tyrosin	14 „	— „	72 „	— 0,05°
34. 5 „ Natriumlactat .	48 „	— „	72 „	+ 0,02°

Die Zahlen sind nicht vollkommen vergleichbar, da sie verschiedenen Versuchsreihen angehören, welche hier combinirt mitgetheilt wurden; man ersieht das schon aus dem verschiedenen Alter der Kulturen, dabei war natürlich auch das Ausgangsmaterial der Kultur nicht immer dasselbe. Das ist aber ganz nebensächlich bei der hier in Rede stehenden Frage: Welche Kohlenstoffverbindungen sind Veranlassung zur Abscheidung von Maltoglucase? Man ersieht aus der Tabelle leicht, dass in den ersten 11 Versuchen Maltose hydrolysirt wurde, in den weiteren Versuchen liegen die Veränderungen der Drehung der Polarisationsebene innerhalb der Grenze der Beobachtungsfehler, nur fällt vielleicht die Arabinose etwas ausserhalb derselben. Indessen in einem anderen unten noch näher zu besprechenden Falle erwies sich diese Substanz als ohne Einfluss auf die Abscheidung des Enzyms.

Es zeigt sich also, dass Maltoglucase nur abgeschieden wird, wenn bestimmte Kohlenhydrate sich in der Nährlösung befinden und zwar in sehr verschiedenem Maasse. Wenn auch, wie gesagt, die Zahlen nicht direct vergleichbar sind, so geben sie doch ein ungefähres Bild der Enzymmenge. Nicht-Kohlenhydrate waren in keinem einzigen Fall Veranlassung zur Abscheidung des Enzyms, mit der noch zu besprechenden Ausnahme einer Gruppe von Substanzen.

Wenn man die Erntemengen vergleicht mit den Aenderungen der Rotation, sieht man zwar, dass im allgemeinen die grössten Enzymmengen dort entstehen, wo die beste Nahrung geboten wurde, dass aber dennoch kein bestimmtes Verhältniss besteht zwischen Erntemenge und abgeschiedenem Enzym; man vergleiche z. B. Mannose und Trehalose oder Galactose. Nicht überall sind die Erntemengen angegeben; in einigen anfänglichen Versuchen (No. 22—25, 34) wurden dieselben noch nicht bestimmt; bei der Ernährung mit Cellulose, Butterfett und Tyrosin konnte der Pilz schwer getrennt werden von der Nahrung resp. den Zersetzungsproducten derselben.

Ein paar Kohlenhydrate, welche in die Tabelle nicht aufgenommen wurden, müssen noch etwas näher besprochen werden. Erstens die d-Fructose. Dieselbe wurde erst versucht als Laevulosesyrup des Handels; 5 g hiervon wurden in der oben angegebenen Nährlösung angewandt. In einer 20 tägigen Kultur wurde eine Ernte von 190 mg (Trockengewicht) erhalten; das Filtrat mit einer gleichen Menge 10 proc. Maltoselösung gemischt zeigte nach 96 Stunden

eine Verminderung der Rechtsdrehung von 2,33°. Mit einem zweiten viel reineren Präparate wurden zwei ähnliche Versuche gemacht, wobei in 11 Tagen jedesmal eine Ernte von nur 8 mg erhalten wurde; die Verminderung der Rechtsdrehung betrug jetzt in 72 Stunden 0,44° und 0,41°. Ein drittes Präparat ergab nach 14 Tagen eine Ernte von 11 mg und in 72 Stunden eine Rotationsänderung von — 0,15°. Ich wage es nicht, ein Urtheil auszusprechen, ob vollkommen reine Fructose (welche ziemlich schwer zu erhalten ist) vielleicht gar keinen Reiz auf die Ausscheidung der Maltoglucase ausübt; jedenfalls ist dieser aber sehr gering.

Zweitens der Milchzucker. Als ich 5 g Lactose pur. des Handels anwandte als C-Nahrung, erhielt ich in 20 Tagen eine Ernte von 52 mg, das Filtrat verminderte die Rechtsdrehung einer 10proc. Maltoselösung in 96 Stunden um 0,36°. Als ich diesen Zucker indessen gereinigt hatte durch Lösen in Wasser und Niederschlagen mit Alkohol, war die Ernte in 14 Tagen nur 7 mg und die Verminderung der Rechtsdrehung in 72 Stunden 0,07°; diese lag innerhalb der Fehlergrenze. Reine Lactose ist also nicht allein eine schlechte C-Nahrung, sondern ist auch keine Veranlassung zur Abscheidung von Maltoglucase. Aus der obigen Tabelle sahen wir, dass Galactose dazu wohl Veranlassung giebt; das würde schon genügend beweisen, dass Lactose von unserem Pilz nicht zersetzt wird. Ein directer Versuch bewies dies übrigens: Zieht man *Monilia sitophila* in einer Lactoselösung und untersucht die Zusammensetzung der Kulturflüssigkeit am Anfang und am Ende des Versuchs mit Hilfe des Polarimeters, der Kupferreduction und des Osazon, dann findet man zwar, dass Lactose bei dem Wachsthum des Pilzes verschwindet, aber es treten keine anderen Zuckerarten an ihre Stelle.

Endlich drittens, die Glucose. In einem Versuch mit 5proc. technischem Traubenzucker, welcher 48 Tage dauerte, wurde eine Flüssigkeit erhalten, welche mit einer gleichen Menge 10proc. Maltose gemischt, nach 72 Stunden eine Verminderung der Rechtsdrehung von 2,59° anzeigte. Hier war also viel Enzym gebildet, und jedenfalls hatte die Glucose dies nicht verhindert. Es fragte sich nur, ob nicht vielleicht das Dextrin (welches in ziemlicher Menge in dieser Substanz enthalten ist) Ursache der Enzymabscheidung gewesen war. In einem anderen Versuche mit Glucose pur. des Handels war die Drehungsänderung in 48 Stunden nur 0,97°. Diese Glucose wurde umkrystallisirt, und hiervon 10 Lösungen

zu je 100 ccm gemacht, welche enthielten 20, 10, 5, 2,5, 1,25, 0,62, 0,31, 0,16, 0,08, 0,04 % Glucose, 1,25 % Glycerin und 0,5 % NH_4NO_3. Hierin wurde die *Monilia* gezogen und nach 10 Tagen wurden die Flüssigkeiten untersucht; diese wurden nach der Filtration mit soviel Glucose versetzt, dass sie alle denselben Gehalt daran aufwiesen, und dann mit der gleichen Menge 10proc. Maltoselösung gemischt. Nach 48 Stunden war die Verminderung der Drehung in der oben angegebenen Folge 0,03, 0,00, 0,03, 0,08, 0,04, 0,09, 0,04, 0,05, 0,07, 0,03. Es scheint also, dass ganz reine Glucose keinen, oder höchstens einen sehr geringen Einfluss ausübt auf die Abscheidung der Maltoglucase.

Ausser den Kohlenhydraten giebt es nun aber noch eine andere Reihe von Substanzen, welche *Monilia sitophila* veranlassen zur Abscheidung der Maltoglucase. Als ich nämlich den Pilz während 34 Tagen auf Milch gezogen hatte, darauf die Flüssigkeit abfiltrirte und mit dem gleichen Volum einer 10proc. Maltoselösung vermischte, verminderte sich die Rechtsdrehung in 96 Stunden um 0,48°. Hieran konnten, nach dem oben mitgetheilten, weder das Fett noch der Milchzucker Antheil haben, sodass vermuthet wurde, dass hier ein Einfluss der Proteïnsubstanzen der Milch vorlag. Darum wurden zwei Lösungen von je 2,5 g reines Caseïn in 100 ccm Wasser hergestellt und hierin der Pilz kultivirt; nach 13 Tagen wurden in der einen Nährlösung erhalten 26 mg Ernte; die abfiltrirte Flüssigkeit mit einer Maltoselösung gemischt ergab nach 72 Stunden eine Verminderung der Rechtsdrehung von 0,12°. Vier Tage später wurde auch die andere Kultur untersucht, hier betrug die Ernte 26 mg und die Drehungsverminderung 0,20°. Also zwar nicht viel, aber doch ein wenig abgeschiedenes Enzym. Darauf wurde *Monilia sitophila* auf 5 % Witte's Pepton gezogen, wobei in 20 Tagen eine Ernte von 124 mg erhalten wurde. Eine Maltoselösung mit dieser Flüssigkeit gemischt zeigte eine Verminderung der Rotation an von 0,46°.

Der Versuch wurde wiederholt mit Pepton, welches vollkommen frei von Kohlenhydraten war; dabei wurden verschiedene Mengen dieser Substanz angewendet. Der Versuch wurde genau in der oben angegebenen Weise angestellt; die Kulturen hatten ein Alter von 14 Tagen. Das Resultat erhellt aus der folgenden Tabelle:

Gehalt der Kulturflüssigkeit an Pepton	Dauer des Versuchs	Rotationsänderung
0,62 %	100 Std.	— 0,08°
1,25 „	100 „	— 0,09°
2,5 „	100 „	— 0,16°
5 „	100 „	— 0,22°

Ausser den Kohlenhydraten bewirken also auch die Proteïnsubstanzen die Abscheidung des Enzyms, wenn auch nur in geringer Menge. Es scheint mir nicht unmöglich, dass der Kohlenhydratrest, welcher im Eiweissmolekül vorkommt, die Ursache dieser Erscheinung ist.

Aus anderen Versuchen hatte sich ergeben, dass Glycerin bisweilen sehr stark fördernd auf das Wachsthum des Pilzes wirkt. Glycerin als alleinige C-Nahrung giebt nur eine mittelmässige Entwickelung des Myceliums, dagegen im Verein mit einer anderen wenig nährenden Substanz kann oft die Ernte enorm gesteigert werden. Es wurde darum für nicht unmöglich erachtet, dass, wo eine kohlenstoffhaltige Substanz für sich allein keine Ursache war zur Abscheidung der Maltoglucase, dies wohl der Fall sein würde, wenn daneben Glycerin vorhanden war im Nährsubstrat. Darum wurden eine Anzahl der früher schon genannten Substanzen noch einmal geprüft, aber jetzt in einer Nährflüssigkeit mit Glycerin.

Bevor ich das Resultat dieses Versuchs bespreche, ist noch eine kurze Bemerkung nothwendig. Es hatte sich schon herausgestellt, dass Glycerin für sich allein die Enzymabscheidung nicht verursacht. Fraglich war aber noch, ob das Glycerin nicht vielleicht auf die Thätigkeit des Enzyms eine hemmende Wirkung ausübt. Sehr wahrscheinlich war das nach anderweitigen Erfahrungen zwar nicht, indessen wurden ein paar Versuche zur Prüfung dieser Frage vorgenommen.

50 ccm einer Maltoglucase-haltigen Flüssigkeit wurden gemischt mit 25 ccm 20proc. Maltoselösung und 25 ccm Glycerin, letzteres in verschiedener Stärke. Die so erhaltenen Flüssigkeiten wurden in der gewöhnlichen Art mit Toluol versetzt, polarisirt und nach einer bestimmten Anzahl Stunden wieder polarisirt. In der untenstehenden Tabelle sind zwei derartige Versuche mitgetheilt. Spalte I giebt den Procentgehalt der (ganzen) Flüssigkeit an Glycerin, Spalte II die Aenderung der Rotation im ersten Versuch (welcher 56 Stunden dauerte), Spalte III dieselben Zahlen im zweiten Versuch (Dauer des Versuchs 52 Stunden).

I. Procentgehalt an Glycerin	II. Rotationsänderung (1)	III. Rotationsänderung (2)
28	— 0,91°	— 0,85°
14	— 0,85°	— 0,86°
7	— 0,88°	— 0,89°
3,5	— 0,93°	— 0,90°
1,75	— 1,02°	— 0,98°
0,87	— 1,01°	— 0,96°
0,44	— 0,96°	— 0,99°

In starker Concentration hemmt also das Glycerin die Wirkung der Maltoglucase vielleicht etwas, wenn zwar dieser Einfluss nicht sehr stark ist; bei den hier in Betracht kommenden Mengen wirkt das Glycerin aber nicht merklich schädlich auf die Reaction.

Nach dieser Abschweifung komme ich zu dem eigentlichen Versuch. Es wurden je 100 ccm einer Flüssigkeit, welche 0,5% NH_4NO_3, 1,3% Glycerin und ausserdem die in der folgenden Tabelle in Spalte I angegebenen Mengen anderer Substanzen enthielten, geimpft mit *Monilia*. Nach 14 Tagen wurde die Pilzmasse abfiltrirt und nach der Trocknung gewogen (Spalte II). Das Filtrat wurde wieder in der bekannten Art mit einer Maltoselösung gemischt und polarisirt; nach 72 Stunden wurde wieder untersucht und die Veränderung der Drehung in Spalte III angegeben.

I. Zusammensetzung der Kulturflüssigkeit	II. Ernte	III. Rotationsänderung
2,6 g Fructose	20 mg	— 0,20°
5 „ Saccharose	11 „	— 0,19°
2 6 „ Glucose	37 „	— 0,10°
2,5 „ Isodulcit	61 „	+ 0,02°
0,5 „ Sorbit	32 „	+ 0,04°
5,3 „ Lactose	30 „	+ 0,02°
1,9 „ Asparagin	29 „	+ 0,02°
0,7 „ Kaliumacetat	28 „	+ 0,05°
1,3 „ Glycerin	22 „	— 0,03°
0,7 „ Aethylalkohol	22 „	0,00°
1,1 „ Glycocoll	21 „	+ 0,04°
2,7 „ Mannit	20 „	— 0,01°
1,8 „ Erythrit	18 „	+ 0,03°
1,1 „ Arabinose	18 „	+ 0,01°

(Fortsetzung der Tabelle.)

I. Zusammensetzung der Kulturflüssigkeit	II. Ernte	III. Rotationsänderung
0,5 g Inulin	16 mg	0,00°
1,7 » Kaliumtartrat	14 »	+ 0,02°
1,3 » Aethylacetat	6 »	+ 0,01°
5 » Arachisöl	—	— 0,03°

Das Glycerin hat nicht überall fördernd auf die Entwickelung des Pilzes gewirkt, aber z. B. deutlich beim Isodulcit, beim Sorbit, bei der Lactose, beim Kaliumacetat u. s. w. Dessenungeachtet wurde auch in diesen Fällen keine Maltoglucase abgeschieden, sondern nur bei Fructose- und Saccharosenahrung und zweifelhaft bei der Glucose. Beachtung verdient hier noch im Zusammenhang mit dem oben Mitgetheilten, dass bei Ernährung mit Arabinose jetzt keine Spur von Enzym abgeschieden wurde.

Es fragte sich endlich, ob in den Fällen, wo in der Kulturflüssigkeit das Enzym nicht gefunden wurde, der Pilz dasselbe überhaupt nicht gebildet hatte. Die Möglichkeit lag ja vor, dass das Enzym im Innern der Zellen festgehalten war und nur nicht hinaus diffundirt war in die Kulturflüssigkeit. Um diese Frage zu beantworten, wurde wieder eine Reihe von Versuchen angelegt mit verschiedenen Nährstoffen. Nach 28 Tagen wurden die Flüssigkeiten abfiltrirt und in der gewohnten Weise auf Anwesenheit von Maltoglucase untersucht. Dann wurden aber auch die Pilzernten jede für sich, nachdem sie gut ausgewaschen waren, in einem Mörser mit Kieselguhr zu einem Brei zerrieben (wobei mikroskopisch constatirt wurde, dass keine ganzen Zellen mehr vorhanden waren); der Brei wurde mit etwas Wasser versetzt und nach einiger Zeit abfiltrirt. Das Filtrat wurde ebenfalls mit einer Maltoselösung gemischt und auf die Anwesenheit des Enzyms untersucht.

Es war nun in keinem einzigen Falle das Enzym im Innern der Zellen aufzufinden, wo es sich nicht auch in der Kulturflüssigkeit befand (auf den Fall, wo Enzym abgeschieden wird, komme ich unten noch näher zu sprechen). Ich brauche hier wohl die erhaltenen Zahlen nicht weiter zu geben; es mag genügen, mitzutheilen, dass untersucht wurden: Lactose, Arabinose, Inulin, Mannit, Isodulcit, Sorbit, Erythrit, Glycerin, Aethylalkohol,

Asparagin, Glykocoll, Aethylacetat, Kaliumacetat und Kaliumtartrat.

Wir können unsere Schlussfolgerung also jetzt erweitern und sagen: *Monilia Sitophila* bildet nur dann Maltoglucase, wenn entweder Kohlenhydrate oder Proteïnstoffe als Nährsubstanz vorhanden sind und zwar von Kohlenhydraten in erster Linie: Raffinose, Maltose, Stärke, Dextrin; in zweiter Linie Cellulose, in dritter Linie: Glykogen, Trehalose, Galactose, Xylose und Saccharose. Zweifelhaft sind Glucose und Fructose, während von den Kohlenhydraten die Enzymbildung nicht veranlassen: Lactose, Arabinose, Mannose, Arabin und Inulin.

Irgend ein Zusammenhang zwischen der chemischen Structur und dieser Eigenschaft liess sich nicht auffinden. Wohl liesse sich eine andere Vermuthung aufstellen. Von den hier genannten Kohlenhydraten werden Raffinose, Maltose, Stärke, Dextrin, Cellulose, Trehalose und Saccharose vom Pilze hydrolysirt; das sind alles Substanzen, welche auch Veranlassung geben zur Bildung von Maltoglucase. Von den weiteren zu dieser Gruppe gehörigen Stoffen wurde die Sache nicht untersucht; die Hydrolysirung ist indessen nur beim Glykogen möglich, nicht bei der Galactose und der Xylose. Man kann also zwar die Regel aufstellen, dass solche Substanzen, welche vom Pilze mittels Enzyme hydrolysirt werden, demselben die Eigenschaft verleihen, Maltoglucase zu bilden, darf aber nicht daraus schliessen, dass, wenn ein Kohlenhydrat nicht hydrolysirt wird, deshalb auch keine Maltoglucase gebildet wird. Uebrigens bilden Fette und Tyrosin auch Ausnahmen, da dieselben keine Veranlassung sind zur Bildung der Maltoglucase, wenn sie zwar, wie unten angegeben wird, vom Pilze gespalten werden.

Endlich geben diese Versuche noch Veranlassung zur folgenden Bemerkung. Maltose und Trehalose sind beide aufgebaut aus zwei Glucosegruppen; während nun aber die Glucose nicht oder kaum Veranlassung ist zur Bildung von Maltoglucase, ist das mit Trehalose und besonders Maltose wohl der Fall; daraus geht hervor, dass diese zwei Zuckerarten als solche in die Zellen eintreten müssen. Für die Trehalose wird das später noch näher bewiesen werden, für die Maltose hätte man es vielleicht nicht erwartet, weil die Maltoglucase in Menge aus der Zelle herausdiffundirt und viel Maltose hydrolysirt. Die Bedeutung dieses Enzyms kann also auch nicht darin gefunden werden, dass, wie bisweilen behauptet wurde, die Maltose schwer von dem Pilze aufgenommen wird; es

muss im Gegentheil ziemlich viel Maltose in die Zellen eindringen und erst im Protoplast vom Enzym in Glucose umgewandelt werden.

Ich habe mir weiter die Frage vorgelegt, ob die Menge der gebildeten Maltoglucase beeinflusst wird durch die Menge der gebotenen Nahrung. Um eine Antwort auf diese Frage zu bekommen, wurde gearbeitet mit solchen Substanzen, welche Veranlassung sind zur Bildung von viel Enzym, speciell mit Raffinose und Maltose und in einem Versuch mit Dextrin.

Dabei muss erst gefragt werden, wie soll man die Menge eines Enzyms messen? Ich will diese Frage hier nicht ausführlich erörtern, verweise dafür aut die in letzter Zeit erschienenen Zusammenstellungen, besonders auf diejenige von Duclaux[1]. Es hat sich ergeben, dass man zwei Wege verfolgen kann, wenn man die Enzymmengen zweier Flüssigkeiten vergleichen will (denn es handelt sich hierbei natürlich immer um relative Bestimmungen). Natürlich muss man dabei Fürsorge treffen, beiden Flüssigkeiten, abgesehen von der Enzymmenge, dieselbe Zusammensetzung zu geben beim Anfang des Versuchs. Jedenfalls darf die Acidität oder Alkalinität nicht verschieden sein; sie wird am besten derart regulirt, dass die Maximalwirkung des Enzyms zu erwarten ist. Ausserdem müssen die Flüssigkeiten bei derselben Temperatur — womöglich der Optimaltemperatur des Enzyms gehalten und der Wirkung des Lichtes entzogen werden; dieselben werden nun mit gleichen Mengen der vom Enzym anzugreifenden Substanz versetzt. In dem einen Fall bestimmt man, in welchen Zeiten gleiche Mengen der ursprünglich zugesetzten Substanz gespalten werden, die Enzymmengen sind dann diesen Zeiten umgekehrt proportional. Ich habe diesen Weg, der ziemlich umständlich ist, nicht verfolgt, sondern den einfachern eingeschlagen, nämlich die Mengen der bei der Spaltung gebildeten Substanzen in gleichen Zeiten ermittelt und zwar beim Anfang der Reaction. Nur Anfangs sind diese Mengen den Enzymmengen proportional, so lange noch keine grossen Quantitäten der Spaltungsproducte sich angehäuft haben. Eine dritte Methode ist umständlicher und kann dabei zu Fehlern Veranlassung geben, nämlich die Enzymlösung so weit zu verdünnen, bis sie keine Wirkung mehr ausübt; je mehr Enzym vorhanden, desto stärker muss natürlich die Verdünnung sein. Indessen muss dann

1) E. Duclaux, Traité de Microbiologie. T. II, 1899, p. 129ff.

immer wieder auf die Acidität, resp. Alkalinität Acht gegeben werden (abgesehen von der weitern Zusammensetzung der Lösung) und ausserdem wurden einige Enzyme durch Verdünnung theilweise zerstört.

Wie gesagt, bestimmte ich also in unserem Falle die Glucosemengen, welche zu Anfang der Reaction in gleichen Zeiten gebildet wurden aus gleichen Anfangsmengen Maltose und hielt dann diese Glucosemengen den Enzymmengen für proportional. Die Bestimmung der Glucose geschah mit dem Polarimeter; da die Rotationsänderung der gebildeten Glucose proportional ist, wurden die relativen Enzymmengen einfach durch die Veränderung der Drehung angezeigt. Was die Acidität anbetrifft, so wirkt die Maltoglucase am besten in neutralen oder ganz schwach sauren Lösungen. Die Nährlösungen waren sehr schwach sauer durch das zugesetzte KH_2PO_4; da der Pilz keine Säure (wenn kein Fett vorhanden) und kein Alkali bildet, änderte sich die Acidität nicht und diese war also in allen Versuchen die gleiche. Was die Temperatur anbetrifft, so war ich genöthigt, bei Zimmertemperatur zu arbeiten, da die Thermostaten meines Institutes für die Pilzkulturen benutzt werden mussten. Diese Temperatur wurde während der Versuche ziemlich constant gehalten, wechselte aber jedenfalls bei allen Versuchsobjecten gleichmässig. Uebrigens habe ich mich noch durch einige Vorversuche überzeugt, dass man wirklich auf diese Weise die Enzymmengen mit genügender Genauigkeit bestimmen kann.

Die Flüssigkeit von einer Pilzkultur in 5 % Maltose wurde abfiltrirt; dieselbe enthielt keine Maltose mehr, aber 2,07 % Glucose. Es wurden 50 ccm hiervon gemischt mit 25 ccm Wasser und 25 ccm einer 40proc. Maltoselösung, sodass erhalten wurde eine Lösung, welche 10 % Maltose und 1,035 % Glucose enthielt. Fünf derartige Versuche wurden angestellt, um zu sehen, ob bei gleicher Zusammensetzung der Flüssigkeit die gleichen Mengen Maltose hydrolysirt wurden. Weiter wurde die Kulturflüssigkeit 2, 4, 8, 16 und 32mal verdünnt mit Wasser, und wieder stets soviel Maltose- und Glucoselösung zugesetzt, dass die Mischung in 100 ccm enthielt 10 g Maltose und 1,035 g Glucose. Darauf wurde polarisirt und 30 Stunden später wieder; das Resultat findet man in der folgenden Tabelle.

Enzymmenge	Verminderung der Rechtsdrehung
1. Unverdünnt	2,45°
2. „	2,47°
3. „	2,45°
4. „	2,45°
5. „	2,34°
6. 2 Mal verdünnt	1,09°
7. 4 „ „	0,48°
8. 8 „ „	0,26°
9. 16 „ „	0,20°
10. 32 „ „	0,07°

Die ersten fünf Zahlen sind, wie zu erwarten war, einander ungefähr gleich; 5 zeigt eine kleine Differenz, welche aber kaum ausserhalb der Fehlergrenze der Beobachtungen liegt. Dergleichen Fehler machen sich natürlich am meisten bemerklich bei ganz geringen Drehungsänderungen, wie in 9 und 10 zu sehen ist. Uebrigens aber ergiebt sich hier keine vollkommene Proportionalität zwischen den gebildeten Glucosemengen und den Enzymmengen, im Gegentheil, die ersteren steigen etwas rascher an. Das ist hier aber dem Umstand zuzuschreiben, dass mit Wasser verdünnt wurde und die ursprüngliche Acidität nicht wieder hergestellt wurde.

Das ergiebt sich aus folgendem Versuch. Derselbe wurde in genau derselben Art angestellt, nur wurde, anstatt mit Wasser, verdünnt mit der Kulturflüssigkeit selbst, nachdem dieselbe zur Vernichtung des Enzyms 10 Minuten lang im Wasserbad auf 100° erhitzt war. Deshalb brauchte auch übrigens die Zusammensetzung nicht mehr gleich gemacht zu werden durch Zuführung von Glucoselösung. Die erhaltenen Zahlen für die Verminderung der Rechtsdrehung in 50 Stunden finden sich in untenstehender Tabelle.

Enzymmenge	Rotationsverminderung
1. Unverdünnt	1,01°
2. „	1,01°
3. „	0,98°
4. 2 Mal verdünnt	0,46°
5. 4 „ „	0,24°
6. 8 „ „	0,12°
7. 16 „ „	0,05°

Die gefundenen Zahlen ergeben eine vollkommene Proportionalität zwischen den wirklich vorhandenen Enzymmengen und den Messungen, sodass ich also mit Sicherheit diese Methode benutzen konnte.

Noch eine Bemerkung möchte ich einschalten, bevor ich zur Besprechung meiner eigentlichen Versuche übergehe. Ich fing meine Versuche an mit Kulturflüssigkeiten, welche Maltose in wechselnden Mengen enthielten; während der Kultur wurde diese Maltose theilweise vom Pilze verbraucht, theilweise in Glucose umgewandelt, sodass zur Messung der Enzymmenge eine Flüssigkeit vorlag, welche etwas Maltose enthielt, oder wo dieselbe verschwunden war, daneben aber grössere oder kleinere Quantitäten Glucose. Da bekannt war, dass das Spaltungsproduct verlangsamend auf die Reaction des Enzyms einwirkt, habe ich anfangs die Umstände überall gleich gemacht und darum soviel Glucose zugesetzt, dass bei vergleichenden Versuchen alle Flüssigkeiten denselben Procentsatz dieses Stoffes enthielten. Auf die Maltose brauchte weniger geachtet zu werden, da dieselbe, wenn sie nur im Ueberschuss vorhanden ist, auf die anfängliche Schnelligkeit der Reaction keinen Einfluss ausübt.

Schwierig wurde die Sache aber bei der Raffinose; diese wird nämlich vom Pilz hydrolysirt und liefert dann ein Gemenge von Melibiose, d-Galactose, d-Fructose und d-Glucose, woneben dann oft noch unveränderte Raffinose vorhanden ist. Von diesem Gemisch die Zusammensetzung zu bestimmen ist eine Aufgabe, die auch Chemiker vom Fache noch nicht gelöst haben[1]), und ich habe mich also auch nicht daran gewagt, sondern eher einmal probirt, ob wirklich die Menge der vorhandenen Glucose einen so starken Einfluss hatte auf die Schnelligkeit der Reaction.

Es wurden zwei Versuche gemacht, der erste mit solchen Glucosemengen, welche man erwarten konnte, der zweite mit etwas concentrirteren Lösungen. Es wurden also Lösungen von derselben Zusammensetzung (dieselbe Menge Enzym, Maltose u. s. w.) verglichen, welche nur verschiedene Mengen Glucose zugesetzt bekommen hatten. Die Verminderung der Rechtsdrehung wurde gemessen, in Versuch 1 in 54 Stunden, in Versuch 2 in 52 Stunden. Die nächste Seite folgende Tabelle enthält das Resultat.

Wie man sieht, ist der Einfluss der Glucose während der Beobachtungszeit bei diesen Enzymmengen unmessbar, und es wurde also getrost in den späteren Versuchen nicht allein mit Raffinose, sondern auch mit Maltose als C-Nahrung, der Einfluss

1) Man vergleiche z. B. Edm. O. van Lippmann, Die Chemie der Zuckerarten, 2. Aufl., 1895, p. 960 ff.

Versuch 1		Versuch 2	
Procentgehalt Glucose	Rotations-verminderung	Procentgehalt Glucose	Rotations-verminderung
5,8	1,46°	17,2	0,99°
3,3	1,47°	9,0	0,95°
2,1	1,37°	5,1	0,92°
1,5	1,42°	3,1	0,94°
1,3	1,41°	2,1	0,90°
		1,6	0,90°

der in der Nährlösung vorhandenen Zuckermengen auf die Enzymwirkung gleich Null angesehen.

Ein Versuch wurde mit Dextrin angestellt; eine Nährlösung wurde bereitet, welche 0,5% NH_4NO_3 enthielt, davon wurden je 100 ccm in Kolben vertheilt mit verschiedenen Mengen Dextrin und nach der Sterilisirung mit *Monilia sitophila* geimpft. Nach 32 Tagen wurden die Pilze abfiltrirt, die Ernte gewogen, das Filtrat mit Maltose versetzt, polarisirt und 48 Stunden später wieder polarisirt. Das Resultat war folgendes:

Dextrinmengen in Procent	Pilzernte	Enzymmenge
0,04	7 mg	0,22
0,08	7 „	0,10
0,16	6 „	0,28
0,31	10 „	0,09
0,62	20 „	0,20
1,25	25 „	0,26
2,5	56 „	0,46
5	47 „	1,46
10	119 „	3,09
20	120 „	0,66

Wie man sieht, sind die Zahlen bei niedrigem Dextringehalt der Nährflüssigkeit etwas unregelmässig; wenn man bedenkt, dass hier Beobachtungsfehler einen grossen Einfluss ausüben, kann man wohl sagen, dass dort die Enzymmengen nicht sehr verschieden sind. Bei steigendem Dextringehalt sieht man dann zuerst eine langsame, später eine sehr rasche Steigung der abgeschiedenen Enzymmenge; dieselbe erreicht ihr Maximum bei 10% Dextrin und fällt dann wieder rasch. Dennoch war die gebildete Pilzmenge bei 10 und 20% Dextrin gleich, woraus schon genügend erhellt, dass die abgeschiedene Enzymmenge nicht proportional ist mit der ge-

bildeten Pilzmenge, wenn man auch unter sonst gleichen Umständen erwarten darf, dass ein stärkeres Mycelium mehr Enzym produciren wird wie eine geringere Hyphenmenge.

Zweitens wurden Versuche mit Maltose als Kohlenstoffnahrung angestellt. Die Kulturen enthielten 0,5 % NH_4NO_3 und untenstehende Mengen Maltose. Nach 12tägiger Kultur wurde abfiltrirt und Pilzmenge und Enzymmenge bestimmt.

Maltose in Procent	Pilzernte	Enzymmenge
0,04	18 mg	0,12
0,08	30 „	0,12
0,16	31 „	0,20
0,31	54 „	0,23
0,62	59 „	0,74
1,25	130 „	1,51
2,5	103 „	2,75
5	143 „	4,00
10	97 „	3,16
20	92 „	1,56

In einem anderen Versuche waren die Umstände ganz ähnlich, nur dauerte die Kultur 10 Tage und erhielten alle Nährflüssigkeiten einen Zusatz von 2,5 % Glycerin. Folgende Tabelle giebt die erhaltenen Resultate:

Maltose in Procent	Pilzernte	Enzymmenge
0,04	31 mg	0,32
0,08	22 „	0,22
0,16	25 „	0,38
0,31	26 „	0,43
0,62	44 „	1,55
1,25	41 „	2,48
2,5	50 „	2,77
5	63 „	2,13
10	67 „	1,77
20	57 „	1,22

Man ersieht in beiden Versuchen ein ähnliches Resultat wie beim Dextrin, auch hier bei niedriger Concentration der Nährlösung eine sehr geringe Enzymabscheidung, welche dann steigt, ein Maximum erreicht in einem Fall bei 5 % Maltose, im andern bei 2,5 % Maltose (+ 2,5 % Glycerin). Auch wieder kein bestimmter Zusammenhang zwischen der Menge abgeschiedenen Enzyms und der Menge gebildeten Myceliums. Insoweit ist der zweite

Versuch instructiv, als hier trotz des überall sehr wenig kräftigen Myceliums dennoch dasselbe Resultat, was die Enzymbildung betrifft, erhalten wurde.

Es fragte sich, ob diese Abnahme der Enzymabscheidung bei höherer Concentration der Nährlösung nicht vielleicht dem grösseren osmotischen Druck der Lösung zuzuschreiben war. Darum wurden noch zwei weitere Versuche gemacht, wobei zwar verschiedene Maltosemengen benutzt wurden, aber der osmotische Druck aller Nährflüssigkeiten gleich war, indem entsprechende Mengen Glycerin zugesetzt wurden. Glycerin wurde gebraucht, weil dasselbe, wie oben gezeigt wurde, weder auf die Abscheidung, noch auf die Wirkung des Enzyms einen Einfluss ausübt. Letzterer Einfluss wäre wohl zu befürchten gewesen, wenn irgend ein Salz an der Stelle des Glycerins benutzt wäre. Ich lasse die Resultate hier folgen:

Versuch *a*. Alter der Kultur 9 Tage.

Procentgehalt der Nährlösung				Pilzernte	Enzymmenge
0,02	Maltose	2,5	Glycerin	11 mg	0,28
0,04	"	2,5	"	11 "	0,30
0,08	"	2,5	"	12 "	0,26
0,16	"	2,45	"	12 "	0,41
0,31	"	2,4	"	16 "	0,29
0,62	"	2,3	"	19 "	0,55
1,25	"	2,2	"	14 "	1,00
2,5	"	1,9	"	45 "	2,05
5	"	1,25	"	28 "	2,06
10	"	0	"	26 "	1,62

Versuch *b*. Alter der Kultur 15 Tage.

Procentgehalt der Nährlösung				Pilzernte	Enzymmenge
0,04	Maltose	5	Glycerin	32 "	0,48
0,08	"	5	"	38 "	0,73
0,16	"	4,96	"	40 "	0,96
0,31	"	4,92	"	37 "	0,60
0,62	"	4,84	"	46 "	0,78
1,25	"	4,69	"	79 "	1,36
2,5	"	4,37	"	71 "	2,59
5	"	3,75	"	110 "	4,73
10	"	2,5	"	148 "	5,77
20	"	0	"	174 "	5,38

Beide Versuche ergeben übereinstimmend, dass es nicht der höhere osmotische Druck ist, welcher bei concentrirten Nährlösungen hemmend auf die Enzymabscheidung wirkt. In Uebereinstimmung auch mit den vorigen Versuchen kann wohl der Schluss gezogen werden, dass bei sehr niedrigem Maltosegehalt der Nährflüssigkeiten geringe Mengen Maltoglucase gebildet werden, wobei keine bestimmte Regelmässigkeit beobachtet wird; von einer gewissen Menge an aber (z. B. Versuch *a* und *b* 0,62 %) findet eine Steigung der ausgeschiedenen Menge Enzym statt, welche zuerst ungefähr proportional der Maltosemenge ist, bei höheren Concentrationen aber langsamer steigt als die Maltosemenge, um zuletzt ein Maximum zu erreichen. Auch hier wieder kein bestimmtes Verhältniss zwischen der Pilz- und der Enzymmenge.

Endlich wurde eine Reihe von Versuchen gemacht mit Raffinose als C-Nahrung in wechselnden Mengen. Zuerst wurde wieder Raffinose allein ohne weitere Zugabe gebraucht (d. h. es wurde immer 0,5 % NH_4NO_3 zugesetzt). Der Versuch wurde wieder in derselben Art wie beim Dextrin und der Maltose ausgeführt. Das Alter der Kulturen war 10 Tage.

Procentgehalt an Raffinose	Pilzernte	Enzymmenge
0,16	19 mg	0,29
0,31	31 „	0,74
0,62	57 „	1,37
2,5	141 „	3,39
5	205 „	4,32
10	257 „	7,41
20	254 „	6,25

Hier zeigt sich also ein ähnliches Verhältniss wie beim Dextrin und der Maltose, nur findet hier beim grösseren Nährwerth der Raffinose gleich anfangs eine Steigerung der Enzymmenge statt, erst wieder proportional der Raffinosemenge, während darauf die Steigung langsamer wird, um bei 10 % Raffinose ein Maximum zu erreichen.

Inwieweit darf man nun diese in der Nährflüssigkeit gefundenen Enzymmengen betrachten als ein Maass für die ganze vom Pilze gebildete Maltoglucasemenge? Hierüber wurde ein weiterer Versuch angestellt. Es wurden wieder in derselben Art wie im vorigen Versuch Raffinosenährlösungen dargestellt und hierin Kulturen von *Monilia sitophila* gemacht. Als diese 16 Tage alt waren, wurde

abfiltrirt, im Filtrate auf die gewöhnliche Art und Weise die Enzymmenge bestimmt, die Pilzmenge so gut wie möglich ausgewaschen und hierauf in einem Mörser mit Kieselguhr zu einem Brei zerrieben. Dieser Brei wurde mit etwas Wasser verdünnt und filtrirt; das erhaltene Filtrat wurde auf 10 ccm gebracht und gemischt mit 50 ccm einer 10proc. Maltoselösung, und hierin vergleichsweise wieder durch Polarisation die Enzymmenge bestimmt. Die erhaltenen Zahlen finden sich in folgender Tabelle:

Procentgehalt an Raffinose	Enzymmenge in der Flüssigkeit	Enzymmenge in den Pilzzellen
0,04	0,00	0,00
0,08	0,00	0,00
0,16	0,16	0,00
0,31	0,23	0,00
0,62	0,29	0,00
1,25	0,43	0,00
2,5	1,38	0,06
5	3,35	0,12
10	4,05	0,08
20	2,20	0,16

Wie man sieht, ist die in den Pilzzellen vorhandene Enzymmenge nur bei höheren Concentrationen bemerklich und dann noch äusserst gering. Denn man muss in Betracht ziehen, dass bei der Bestimmung des Enzyms dieses sich in 10 ccm Flüssigkeit befand, während das aus den Zellen hinausdiffundirte Enzym in einer Flüssigkeitsmenge von 100 ccm vertheilt war. Die Zahlen der letzten Spalte obiger Tabelle müssten noch durch 10 dividirt werden, um verglichen werden zu können mit denen in Spalte 2; man kann also ohne grossen Fehler die in der Nährflüssigkeit gefundene Enzymmenge als identisch betrachten mit der totalen gebildeten Menge Maltoglucase.

Weiter wurde, gerade wie bei den Maltosenährlösungen, auch hier untersucht, ob der hemmende Einfluss, den concentrirte Nährlösungen auf die Bildung des Enzyms ausüben, nicht vielleicht dem hohen osmotischen Druck zugeschrieben werden konnte. Darum wurden auch hier wieder solche Glycerinmengen zugesetzt, dass alle Nährlösungen isotonisch waren. Zwei Versuche wurden ausgeführt, im Versuch *a* hatte die Kultur ein Alter von 22 Tagen, im Versuch *b* von 13 Tagen. Das Resultat ergiebt sich aus folgender Tabelle:

Procentgehalt der Nährlösung		Pilzernte		Enzymmenge	
an Raffinose	an Glycerin	Versuch *a*	Versuch *b*	Versuch *a*	Versuch *b*
0	3,27	26 mg	25 mg	0,00	0,00
0	3,27	28 „	21 „	0,00	0,00
0,16	3,24	155 „	141 „	0,74	0,32
0,31	3,22	171 „	116 „	0,89	0,24
0,62	3,16	122 „	208 „	0,64	0,57
1,25	3,06	197 „	211 „	1,74	1,03
2,5	2,86	172 „	230 „	2,03	1,77
5	2,46	249 „	257 „	2,68	3,16
10	1,63	270 „	342 „	3,48	3,87
20	0	239 „	528 „	2,52	3,74

Das Resultat ist ganz dasselbe wie bei Maltosenahrung. Wir können jetzt also wohl die allgemeine Folgerung aus den Versuchen ziehen, dass bei *Monilia sitophila* ein Nährstoff, der Veranlassung ist zur Bildung von Maltoglucase, bei steigender Menge fördernd wirkt auf die Entstehung dieses Enzyms, sodass innerhalb gewisser Grenzen eine ungefähre Proportionalität besteht zwischen vorhandener Nahrung und gebildeter Maltoglucase, dass aber grössere Nahrungsmengen (als etwa 5 %) wieder hemmend auf die Enzymbildung einwirken, welche Hemmung indessen nicht dem höheren osmotischen Druck der Nährlösung zugeschrieben werden darf.

Schliesslich möchte ich noch davor warnen, die Zahlen aus den verschiedenen Versuchen miteinander in Zusammenhang zu bringen; dieselben sind nicht direct vergleichbar, nicht allein weil die Kulturen nicht immer dieselbe Kraft besassen (abhängig vom Aussaatmaterial), sondern auch weil die Bestimmung des Enzyms nicht unter gleichen äusseren Umständen stattfand, wenn zwar diese, wie schon oben bemerkt, bei jedem einzelnen Versuche constant waren.

Die Maltoglucase ist das bei weitem am genauesten untersuchte Enzym der *Monilia sitophila*, theilweise weil sich die Enzymmenge mit Hülfe des Polarimeters genau und bequem bestimmen liess, theilweise auch, weil sich hier Verhältnisse darboten, welche bei den anderen Enzymen nicht oder in viel weniger auffallendem Maasse hervortraten. Ich wende mich jetzt diesen anderen Enzymen zu.

III. Trehalase.

Eine 2proc. Lösung von Trehalose (mit 0,5% NH_4NO_3) wurde in zwei Kölbchen zu 100 ccm vertheilt, sterilisirt und darauf Nr. 1 geimpft mit unserer *Monilia*. Nach 13 Tagen wurde abfiltrirt und die Flüssigkeit untersucht; dieselbe zeigte eine Rechtsdrehung von 4,40°, während 9 ccm nothwendig waren, um 10 ccm Fehling'sche Lösung zu reduciren. Kolben Nr. 2, worin kein Pilz gezogen war, reducirte Kupferoxyd nicht, während die Rechtsdrehung 6,85° betrug. Der Pilz war also Ursache gewesen, dass Trehalose hydrolysirt worden war. Vermuthet wurde, dass hierbei ein Enzym, die von Bourquelot[1]) aufgefundene Trehalase, wirksam war, welches in der Pilznährlösung gesucht wurde.

Dazu wurden gleiche Theile von den Flüssigkeiten 1 und 2 gemischt; die Polarisation war + 5,58°, während 18 ccm 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirten. Die Mischung wurde mit Toluol versetzt und 24 Stunden später wieder untersucht; die Rechtsdrehung betrug 5,59° und nach weiteren 48 Stunden ebenfalls 5,59°. Auch das reducirende Vermögen hatte sich nicht geändert. Es war also keine Trehalase in der Kulturflüssigkeit vorhanden. Bemerkt mag noch werden, dass, wie oben angegeben wurde, darin wohl Maltoglucase zu finden war, woraus geschlossen werden kann, dass diese beiden Enzyme nicht identisch sind.

Nun wurde ein zweiter Versuch gemacht; zwei, denen im ersten Versuch ganz ähnliche Nährflüssigkeiten wurden hergestellt, und auch jetzt wieder Nr. 1 mit dem Pilz geimpft, Nr. 2 nicht. Nach 18 Tagen wurde abfiltrirt; auch jetzt war in Nr. 1 Trehalose hydrolysirt, da die Rechtsdrehung 4,52° betrug und 8,9 ccm 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirten. Gleiche Theile von 1 und 2 gemischt zeigten auch jetzt wieder keine Aenderung der Rotation oder der Kupferreduction, sodass also auch hier in der Nährflüssigkeit keine Trehalase vorhanden war.

Nun war aber fraglich, ob das Enzym sich nicht innerhalb der Pilzzellen befinden würde; darum wurden diese mit Kieselguhr zu einem Brei zerrieben, mit etwas Wasser versetzt und nach einigen Stunden filtrirt. 10 ccm des Filtrats wurden zu 70 ccm einer Trehaloselösung gesetzt; die so erhaltene Flüssigkeit zeigte keine

1) Bourquelot, Sur un ferment soluble nouveau dédoublant le trehalose en glucose. Compt. Rend. T. 116, 1893, p. 826.

Kupferreduction an und drehte die Polarisationsebene 7,17° nach rechts; 48 Stunden später betrug diese Rechtsdrehung 7,10° und nach weiteren 48 Stunden 7,05°; zu gleicher Zeit hatte die Flüssigkeit Kupferreductionsvermögen bekommen, sodass am Schluss des Versuchs 55 ccm 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirten. Es war jetzt Trehalose zu Glucose hydrolysirt, und in den Pilzzellen war also ein Enzym enthalten, welche diese Wirkung ausübte. Die auf dem Filter zurückgebliebene Pilzmenge wurde mit etwas Wasser abgespült und zu 10 ccm gebracht ebenfalls mit 70 ccm derselben Trehaloselösung gemischt. Die ursprüngliche Rechtsdrehung betrug 7,10°, nach 48 Stunden 7,03°, nach weiteren 48 Stunden 6,88°. Das Reductionsvermögen war ursprünglich 0, zu Ende des Versuches wurden 5 ccm Fehling'sche Lösung durch 37,5 ccm reducirt. Also auch in diesem Falle Hydrolysirung der Trehalose. Wenn ich zwar — wegen der geringen mir zur Verfügung stehenden Trehalosemenge — keine Controllversuche angestellt habe mit vorher auf 100° erhitzten Flüssigkeiten, so glaube ich doch, dass der Versuch genügend beweist, dass der Pilz in seinem Zellinnern Trehalase enthielt, welche aber nicht in die Kulturflüssigkeit hinausdiffundirte. Die Spaltung der Trehalose muss also in den Zellen des Pilzes stattfinden, und die gebildete Glucose nachher wieder theilweise durch Diffusion in die Nährflüssigkeit gelangen, da sie ja hier aufgefunden wurde.

Die Trehalase ist jedenfalls wenig löslich in Wasser, da die auf dem Filter zurückgebliebene Pilzmasse mehr Enzym enthielt, als das Filtrat. Letzteres war übrigens nicht vollkommen klar, sondern etwas opalisirend, sodass sich das Enzym vielleicht ganz dem Verhalten anschliesst, welches Beyerinck für die Isatase[1]) und die Urease[2]) gefunden hat.

IV. Raffinase.

Wenn man *Monilia sitophila* zieht in einer Nährflüssigkeit, welche Raffinose enthält, so beobachtet man, dass die Rechts-

1) M. W. Beyerinck, Further researches on the formation of Indigo from the woad (Isatis tinctoria). Zittingsverslag Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, 30. Juni 1900, p. 101.

2) M. W. Beyerinck, Anhäufungsversuche mit Ureumbakterien. Ureumspaltung durch Urease und durch Katabolismus. Centralbl. f. Bakter., II. Abth., Bd. VII, 1901, p. 57.

drehung der Polarisationsebene schnell abnimmt. Das wäre nun für sich noch kein Beweis, dass wirklich Raffinose gespalten wird, der Zucker könnte ja auch einfach vom Pilze verzehrt sein; wohl aber liegt dieser Beweis vor in der Thatsache, dass die Nährflüssigkeit, welche anfänglich Fehling'sche Lösung nicht oder kaum reducirt, allmählich ein sehr starkes Reductionsvermögen erhält.

Es war also wahrscheinlich, dass hier eine Wirkung vorlag, welche dem zuerst von Bourquelot[1]) entdeckten Enzyme Raffinase zuzuschreiben war. Das wurde untersucht, indem eine 10proc. Raffinosenährlösung, worin während 10 Tage der Pilz kultivirt war, abfiltrirt wurde und mit einer gleichen Menge 2proc. Raffinoselösung versetzt wurde (und natürlich, wie immer, mit Toluol). Nach 36 Stunden hatte sich die Rechtsdrehung um 0,34^{0} vermindert.

Ein zweiter ähnlicher Versuch wurde gemacht, wo aber die Nährlösung einer 22 Tage alten Raffinosekultur in zwei Theile getheilt wurde; die eine Hälfte wurde im Wasserbad während 10 Minuten auf 100^{0} erhitzt, die andere blieb unverändert; beide wurden jetzt wieder mit einer Raffinoselösung gemischt. Beim vorher erhitzten Theil blieb die Drehung unverändert, beim anderen verminderte sich die Rechtsrotation in 48 Stunden um 0,61^{0}.

Es war also klar, dass *Monilia sitophila* in einer Raffinosenährlösung eine Raffinase abscheidet. Weiter wurde die Sache nicht untersucht wegen der oben schon angegebenen Schwierigkeit der Bestimmung der dabei gebildeten Zuckerarten.

V. Invertase.

Saccharose wird von *Monilia sitophila* invertirt. Wenn man den Pilz in einer Saccharoselösung zieht, kann man bald in der Lösung die Anwesenheit von Invertzucker in grossen Mengen anzeigen mit Hilfe des Polarimeters oder der Fehling'schen Lösung. Solche Flüssigkeiten geben dann mit essigsaurem Phenylhydrazin grosse Mengen des Glucosazons. Dass hierbei die Kulturflüssigkeit ein Enzym enthält, welches den Rohrzucker invertirt, also Invertase, lässt sich leicht zeigen.

Eine 5proc. Saccharoselösung (mit 0,5 % NH_4NO_3) wurde in zwei Theile getheilt von je 100 ccm, beide sterilisirt, die eine Flüssigkeit mit *Monilia* geimpft und nach 13 Tagen die Kultur-

---

1) Bourquelot, Les ferments solubles de l'Aspergillus niger. Bullet. d. l. Soc. mycol. de France. T. IX, 1893, p. 230.

flüssigkeit abfiltrirt, dieselbe zeigte eine Linksdrehung von 2,50°, während 1,10 ccm nöthig waren zur Reduction von 10 ccm Fehling'scher Lösung. Die andere Flüssigkeit reducirte diese Lösung nicht und zeigte eine Rechtsrotation von 6,80°; es war also fast aller Zucker invertirt worden. Jetzt wurde die Kulturflüssigkeit in zwei Hälften getheilt, die eine (a) blieb unverändert, die andere (b) wurde kurz aufgekocht. Jede Hälfte wurde mit der gleichen Menge Saccharoselösung gemischt, polarisirt und titrirt, darauf mit Toluol versetzt und die Messungen nach 48 und 96 Stunden wiederholt. Das Resultat findet sich in untenstehender Tafel:

	Polarisation			10 ccm Fehl. wurden reducirt von		
	anfänglich	nach 48 Std.	nach 96 Std.	anfänglich	nach 48 Std.	nach 96 Std.
a (nicht gekocht)	+ 2,20°	+ 1,98°	+ 1,60°	2,30 ccm	2,10 ccm	1,98 ccm
b (gekocht) . . .	+ 1,98°	+ 1,95°	+ 2,02°	2,25 „	2,24 „	2,26 „

Das heisst also, dass die aufgekochte Flüssigkeit unverändert blieb, während in dem andern Fall Saccharose invertirt wurde. Es war also Invertase vorhanden. Es fragte sich jetzt, ob diese Invertase auch abgeschieden wird, wenn andere Nährstoffe gegeben wurden, als Saccharose. Dafür wurden einige Versuche angestellt, deren Resultat man in der untenstehenden Tabelle findet. Spalte I giebt die Zusammensetzung der Nährlösung (dieselbe enthielt ausserdem 0,5% NH_4NO_3), worin der Pilz gezogen wurde während der Anzahl Tage, die in Spalte II angegeben. Darauf wurde abfiltrirt, mit einer Saccharoselösung gemischt, polarisirt und nach einer in Spalte III angegebenen Anzahl Stunden wieder polarisirt; die Differenz der beiden Zahlen findet man in Spalte IV angegeben. Es wurde übrigens auch in jedem Fall constatirt, dass das Kupferreductionsvermögen stark zugenommen hatte.

I. Gehalt an C-Nahrung	II Alter der Kultur	III. Versuchszeit	IV. Rotationsänderung
2,5% Raffinose	13 Tage	96 Std.	— 0,10°
1 „ Kaliumacetat	45 „	120 „	— 0,55°
5 „ Natriumlactat	48 „	72 „	— 0,34°
5 „ Natriummalat	48 „	72 „	— 0,43°
5 „ Pepton	13 „	48 „	— 0,43°
5 „ Glycerin	48 „	72 „	— 0,75°
5 „ Glycerin	43 „	96 „	— 1,48°
5 „ Glucose	48 „	72 „	— 3,83°

Wie man sieht, ist also in all diesen Fällen Invertase vom Pilze producirt worden; wenn zwar die Zahlen uns nicht genau über die Enzymmengen belehren können, so scheint doch wohl die grösste Menge in der Glucosenährlösung entstanden zu sein, während bei Raffinose als C-Quelle kaum merkliche Quantitäten Invertase gebildet worden sind.

Uebrigens wurde das Enzym auch noch aus einer Glycerinnährlösung niedergeschlagen mit Alkohol, auf einem Filter gesammelt, einige Male mit Alkohol gewaschen und getrocknet. Ich erhielt ein hellgelbes Pulver, welches nur theilweise in Wasser löslich war. Die Lösung wurde in zwei Theile getheilt, der eine gemischt mit einer Saccharoselösung, der andere erst auf 100° erhitzt und darauf ebenfalls mit einer Saccharoselösung gemischt. Nach 24 Stunden zeigte die letztgenannte Flüssigkeit kaum merkliche Reduction der Fehling'schen Lösung, während in der anderen die Reduction sehr deutlich war. In genau derselben Weise konnte gezeigt werden, dass in einer 5proc. Maltosenährlösung Invertase durch den Pilz abgeschieden wird.

Wenn zwar die Invertase sich ebenso leicht und genau messen liess als die Maltoglucase, habe ich die Versuche mit diesem Enzym nicht weiter fortgesetzt, weil aus den erhaltenen Resultaten schon hervorging, dass Invertase bei sehr verschiedenen Ernährungsbedingungen gebildet wird.

Da in Nährlösungen von Glycerin, Natriumlactat u. s. w. Invertase abgeschieden wird durch unseren Pilz, dagegen, wie wir früher sahen, keine Maltoglucase, so ist natürlich klar, dass beide Enzyme nicht identisch sein können.

VI. Cytase.

Monilia sitophila wächst sehr leicht auf einem Nährboden, welcher als einzige Kohlenstoffquelle Cellulose enthält. Man kann dazu stärkefreies Filtrirpapier benutzen, oder wenn man ganz sicher sein will, dass nur Cellulose vorhanden, dieselbe niederschlagen aus einer Lösung in Kupferoxydammoniak. Wenn man den Pilz auf *Arachis*-Samen zieht, kann man unter dem Mikroskop leicht constatiren, dass die Zellhäute in allen Richtungen von den Pilzhyphen durchwachsen werden und so die Zellen von einander gelöst werden.

Es war also wahrscheinlich, dass unser Pilz ein cellulose-lösendes Enzym, eine Cytase, abscheiden würde. Es wurde untersucht, ob dabei Zucker in der Nährlösung zu finden war; in zwei Fällen wurde Fehling'sche Lösung durch eine abfiltrirte Cellulose-nährlösung, worin der Pilz gezogen war, nicht reducirt, in zwei anderen Fällen entstand ein sehr schwacher Niederschlag von Kupferoxydul. In einem der beiden letztgenannten Fälle wurde stärkefreies Filtrirpapier zu dieser Lösung gegeben und etwas Toluol. Nach drei Tagen war eine messbare Kupferreduction vorhanden; 75 ccm reducirten 5 ccm Fehling'sche Lösung.

Es ist also wahrscheinlich, dass eine, wenn zwar schwach wirkende Cytase abgeschieden wird, welche Cellulose verzuckert. Dieser Zucker wird aber in Nährlösungen, worin der Pilz wächst, wohl darum oft gar nicht, oder nur in Spuren aufgefunden, weil er sogleich wieder vom Pilze verbraucht wird. Eine nähere Untersuchung der Sache habe ich übrigens nicht vorgenommen.

VII. Diastase.

Ich werde den allgemeinen Namen Diastase benutzen für ein stärkeverzuckerndes Enzym, ohne damit sagen zu wollen, dass dieses Enzym identisch ist mit der Malzdiastase. Im Gegentheil, es wird sich zeigen, dass es ganz entschieden ein anderes Enzym ist, welches *Monilia sitophila* abscheidet.

Man kann sehr leicht beweisen, dass unser Pilz Stärke verzuckert. Kultivirt man denselben auf irgend einer stärkehaltigen Substanz, dann findet man bald grosse Mengen Zucker. Am besten eignet sich für die Kultur Reis. Wenn man auf gekochtem Reis den Pilz zieht, so wird die anfänglich klebrige, zähe Masse allmählich flüssig, indem das Imbibitionswasser der Stärke losgelassen wird und sich der sich bildende Zucker hierin löst. Die Masse erhält einen süssen Geschmack und die Flüssigkeit reducirt Kupferoxyd sehr energisch. Nach einiger Zeit wird die Jodreaction, welche anfangs tiefblau war, mehr und mehr violett und röthlich, während zuletzt keine Stärke mehr mit Hilfe der Jodprobe angezeigt werden kann. Der Zucker giebt mit Phenylhydrazinacetat ein Osazon, welches identificirt werden kann mit dem Glucosazon; Maltosazon entsteht nicht; das schränkt die Wahl des Zuckers also schon sehr ein.

Als Beispiel einer Bestimmung des Zuckers gebe ich folgenden Versuch: 250 g Reis wurden mit 800 ccm Wasser sterilisirt, mit *Monilia* geimpft und nach 21 Tagen der Nährboden ausgepresst und die Flüssigkeit filtrirt. Hiervon waren 0,70 ccm nöthig, um 10 ccm Fehling'sche Lösung zu reduciren; nimmt man an, dass diese Reduction der Anwesenheit von Glucose allein zuzuschreiben war, so würden also 7,14 % Glucose vorhanden gewesen sein; diese hätten eine Rotation geben müssen von 7,55°, während gefunden wurde 7,80°. Es war also jedenfalls, wenn Glucose der entstandene Zucker war, noch eine andere rechtsdrehende Substanz vorhanden, und natürlich wurde vermuthet, dass es sich hier um ein Dextrin handelte. War das der Fall, so musste das Dextrin ein Zwischenproduct sein zwischen der Stärke und dem Zucker, während allmählich die Zuckermenge auf Kosten des Dextrins steigen musste.

Das wurde auch wirklich gefunden, aber bevor dieser Versuch ausgeführt wurde, musste erst die zur Kultur günstigste Wassermenge festgestellt werden, welche dem Reis zugefügt werden musste. Es wurden in 6 Schalen je 15 g Reis gebracht und wechselnde Mengen Wasser; nach der Sterilisation wurde mit *Monilia* geimpft und 8 Tage später die Zuckermenge mit der Fehling'schen Lösung bestimmt, wobei aller Zucker berechnet wurde als Glucose.

Zugesetzte ccm Wasser	Gebildete Zuckermenge
25	4,00 g
30	4,54 »
40	5,00 »
50	5,26 »
55	5,71 »
60	5,40 »

Es musste also etwa die drei- bis vierfache Wassermenge dem Reis zugesetzt werden, um die Maximalmenge an Zucker zu erhalten.

Jetzt wurden 9 Schalen mit je 15 g Reis und 50 g Wasser versehen, sterilisirt und geimpft und nach einer bestimmten Anzahl Tage (in Spalte I der folgenden Tafel angegeben) die Zusammensetzung des Nährbodens untersucht. Spalte II giebt die Zuckermenge in Procent der auf 150 ccm gebrachten abfiltrirten Flüssigkeit aus der beobachteten Reduction der Fehling'schen Lösung als

Glucose berechnet, Spalte III die Rotation, welche diese Glucose ergeben müsste, Spalte IV die wirklich beobachtete Drehung (es wurde ein Polaristrobometer benutzt, welches keine kleineren Ablesungen zuliess als bis auf 0,1°), Spalte V die Differenz der Spalten IV und III. Die Gesammtmenge der gebildeten Glucose in Grammen, berechnet aus den Zahlen der Spalte II, findet man in Spalte VI.

I. Alter der Kultur	II. Procent Glucose	III. Rotation aus II berechnet	IV. Rotation beobachtet	V. Differenz IV und III	VI. Glucose-mengen
2 Tage	3,1	+ 3,3°	+ 7,6°	+ 4,3°	4,65 g
3 „	2,85	+ 3,0°	+ 5,3°	+ 2,3°	4,27 „
4 „	4,2	+ 4,4°	+ 5,1°	+ 0,6°	6,3 „
5 „	4,2	+ 4,4°	+ 4,4°	0,0	6,3 „
6 „	3,6	+ 3,8°	+ 3,9°	+ 0,1°	5,4 „
7 „	3,8	+ 4,0°	+ 4,1°	+ 0,1°	5,7 „
8 „	2,85	+ 3,0°	+ 2,9°	— 0,1°	4,27 „
9 „	3,0	+ 3,2°	+ 3,1°	— 0,1°	4,5 „
10 „	2,2	+ 2,3°	+ 2,2°	— 0,1°	3,3 „

Factisch sind hier also vom 5. Tage an die Zahlen für Rotation und Reduction des Kupferoxyds gefunden, vollkommen übereinstimmend für die Glucose; wenn man das in Zusammenhang bringt mit dem erhaltenen Osazon, so darf wohl geschlossen werden, dass bei der Verzuckerung der Stärke schliesslich d-Glucose gebildet wird. Die rechtsdrehende Substanz, welche daneben zuerst noch in ziemlicher Menge vorhanden ist (siehe Spalte V), dann aber schnell abnimmt, darf wohl für ein Dextrin angesehen werden; weiter unten komme ich noch näher darauf zu sprechen. Man sieht weiter, dass hier bis 6,3 g Glucose aus 15 g Reis gebildet wird, also 42% des Reisgewichtes, dass aber später die Glucose wieder abnimmt. Das muss eine Folge davon sein, dass der Zucker vom Pilz verarbeitet wird; theilweise entstehen daraus Alkohol und Ester, wie an anderer Stelle schon mitgetheilt wurde.

Es wurde weiter noch versucht, das Dextrin mit Alkohol niederzuschlagen und in der übrig gebliebenen Flüssigkeit den Zucker zu messen. Zwei Glasdosen erhielten wieder 15 g Reis und 50 g Wasser, wurden sterilisirt und geimpft. Nach zwei Tagen wurde die eine Kultur mit Wasser verdünnt auf 250 ccm. Diese Flüssigkeit zeigte eine Rechtsdrehung von 5,30°, während

1,95 ccm 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirten. Es wurden dann 10 ccm mit Alkohol bis auf 100 ccm verdünnt, wobei sich ein klebriger Niederschlag bildete; es wurde filtrirt und im Filtrat die Rotation bestimmt, welche + 0,22° betrug, während 10 ccm Fehling-sche Lösung jetzt von 22 ccm reducirt wurden. Hieraus berechnete sich ein Glucosegehalt von 0,23%, was eine Rotation hätte ergeben müssen von + 0,24°; das stimmte mit der Beobachtung. In der unverdünnten Flüssigkeit wären also 2,3% Glucose gewesen, oder im ganzen 5,75 g, während für die Rotation des Dextrins übrig blieb 5,30° — 2,20° = + 3,10°. Dieses Dextrin würde noch in geringem Grade die Fehling'sche Lösung reduciren, wenn nicht angenommen werden müsste, dass mit dem Dextrin etwas Glucose niedergerissen war.

Nach drei Tagen wurde die andere Kultur in derselben Weise untersucht. Die ursprüngliche Rotation war + 4,89°, beim Titriren waren 2,05 ccm = 10 ccm Fehling. Nachdem das Dextrin mit Alkohol niedergeschlagen war, rotirte die 10 Mal verdünnte Flüssigkeit + 0,25°, während 21,5 ccm nothwendig waren, um 10 ccm Fehling zu reduciren; daraus berechnete sich der Glucosegehalt auf 0,23%, was mit der gefundenen Rotation gut stimmte. Der ursprüngliche Gehalt der Flüssigkeit an Glucose betrug also 2,3%, und die Gesammtmenge 5,75 g. Für die Drehung des Dextrins blieb jetzt 4,89° — 2,50° = + 2,39° übrig; reducirendes Vermögen besass dasselbe fast nicht. Diese Versuche gaben also eine Bestätigung der ausgesprochenen Ansicht, dass bei der Verzuckerung der Stärke Dextrin ein Zwischenglied ist auf dem Wege zum Endproduct Glucose.

Ein Versuch mag hier noch ganz kurz erwähnt werden, woraus hervorging, dass die Verzuckerung der verschiedenen Stärkearten mit sehr verschiedener Intensität vor sich geht; voran steht die Weizenstärke, dann kommen in absteigender Reihe Reis, Kartoffel und Arrowroot. Ich will die Zahlen hier nicht mittheilen, möchte nur hinweisen auf die Uebereinstimmung, welche dieser Versuch ersehen lässt mit dem Verhalten von *Chlamydomucor Oryzae*[1]).

Dass bei dieser Hydrolysirung der Stärke ein Enzym (oder mehrere Enzyme) im Spiel ist, liess sich leicht beweisen. Erstens

1) **Went** und **Prinsen Geerligs**, Die Hefearten und zuckerbildenden Pilze der Arracfabrication. Verhandelingen Kon. Akademie v. Wetensch. Amsterdam, 2. Sectie, Dl. IV, No. 2, 1895.

wurde das für die Umbildung des Dextrins untersucht. Eine Nährlösung von 5% Dextrin pur. des Handels (mit 0,5% KNO_3) wurde zu je 100 ccm in zwei Kolben getheilt, nach der Sterilisation wurde der eine (*a*) geimpft, während *b* unverändert blieb. Nach 13 Tagen wurden beide Flüssigkeiten untersucht: *a* wurde von der Pilzmasse abfiltrirt und zeigte eine Rechtsdrehung von 6,42°, *b* von 16,79°; zur Reduction von 10 ccm Fehling'scher Lösung waren benöthigt von *a* 2,9 ccm, von *b* 12,5 ccm. Es war also ziemlich viel Dextrin hydrolysirt worden. Jetzt wurde von *a* die eine Hälfte mit der gleichen Menge von *b* gemischt (1), die andere Hälfte aber erst 10 Minuten im Wasserbad auf 100° erhitzt und dann ebenfalls mit dem gleichen Volum von *b* gemischt (2). Die so erhaltenen Mischungen wurden jetzt mit Polarimeter und Fehling'scher Lösung untersucht, Toluol zugesetzt und die Untersuchung sechs Tage später wiederholt. Die ursprüngliche Rotation von 1 betrug + 11,69°, nach sechs Tagen + 8,70°; zur Reduction von 10 ccm Fehling'scher Lösung waren nöthig zu Anfang 4,8 ccm, zu Ende 2,2 ccm. Es war also viel Dextrin verzuckert. Im Gegentheil blieb die Zusammensetzung von 2, wo das Enzym durch Hitze getödtet war, unverändert: Rotation zu Anfang + 10,91, zu Ende + 10,89, während in beiden Fällen 4,9 ccm der Lösung 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirten.

Ein zweites Mittel, um die Mitwirkung eines Enzyms zu beweisen, wurde angewandt bei einer *Monilia*-Kultur in 5proc. Glucosenährlösung (mit 0,5% KNO_3). Die abfiltrirte Flüssigkeit wurde mit einem Ueberschuss von Alkohol niedergeschlagen, der geringe Niederschlag auf ein Filter gesammelt, mit Alkohol gewaschen und in Wasser gelöst. Diese Enzymlösung wurde mit etwas Stärkelösung gemischt; diese gab zu Anfang des Versuchs eine tiefblaue Jodprobe und reducirte Kupferoxyd nicht; nach 24 Stunden war keine Reaction mit Jod mehr zu erhalten, während dagegen die Fehling'sche Lösung sehr deutlich reducirt wurde.

Ein drittes Mittel, um die Abscheidung eines amylolytischen Enzyms zu beweisen, bestand in der Anwendung der auxanographischen Methode, welche, von Beyerinck zuerst angegeben[1]), dann für diastatische Enzyme von Wijsman[2]) ausgearbeitet wurde.

1) M. W. Beyerinck, Die Bakterien der Papilionaceenknöllchen. Botan. Ztg. 1888, p. 725.

2) H. P. Wijsman, De diastase, beschouwd als mengsel van maltase en dextrinase. Amsterdam 1889.

Ihre Anwendung ist zwar bei Pilzen einigermassen beschränkt, weil das Mycelium oft in sehr kurzer Zeit die ganze Agar- oder Gelatineplatte überwuchert, indessen liess sich hier doch damit arbeiten. Wegen der Verflüssigung der Gelatine (siehe weiter unten) mussten die Versuche mit Agarplatten ausgeführt werden.

Es wurde eine sehr verdünnte Stärkelösung (nach Lintner) gemacht und hierin gebracht 0,5 % NH_4NO_3 und 2 % Agar-Agar. Dieselbe wurde in Glasdosen gegossen, sterilisirt und geimpft mit *Monilia sitophila*. Als der Pilz ungefähr die Hälfte der Agarplatte mit seinen Hyphen überdeckte, wurde eine verdünnte Jodlösung auf die Platte gebracht. Es zeigte sich jetzt, dass der Agar, überall wo sich der Pilz befand, farblos blieb; ausserhalb des Myceliums befand sich aber auch noch eine farblose Zone, welche etwa 1 cm breit war, da draussen erst nahm der Agar eine tiefblaue Farbe an. Es war also Stärke gelöst worden, welche sich in einigem Abstand von den Pilzhyphen befand, offenbar ein Beweis für die Enzymabscheidung.

Wenn man den Versuch wiederholen will, muss man aber dafür Sorge tragen, mit einer sehr verdünnten Stärkelösung zu arbeiten, sonst erhält man etwas andere Resultate. Befindet sich nämlich viel Stärke im Nährboden, so wird dieselbe nicht rasch genug gelöst und deshalb findet man das Mycelium des Pilzes sich oft noch ausdehnend in der sich mit Jod blaufärbenden Zone. Aber ausserdem sieht man jetzt nicht die farblose neben der blauen Zone ohne Uebergang, sondern es besteht jetzt eine Uebergangszone, welche (von der farblosen Mitte an) erst roth, dann rothviolett ist und allmählich in den blauen Theil übergeht. Diese rothe Jodprobe ist offenbar einem Dextrin zu verdanken, und man hat also auch hier den auxanographischen Beweis, dass Dextrin als Zwischenstufe zwischen Stärke und Glucose auftritt. Wenn wenig Stärke im Nährboden, wird diese Zwischenstufe so rasch durchlaufen, dass man die rothe Zone nicht oder kaum auffinden kann.

Es fragte sich jetzt noch, ob das amylolytische Enzym nur abgeschieden wurde bei Ernährung mit Stärke und Dextrin oder auch in anderen Fällen. Das wurde einmal mit Dextrin probirt in einer Glycerinnährlösung. Dieselbe enthielt 5 % Glycerin und 0,5 % NH_4NO_3. Nachdem während 43 Tagen darin *Monilia sitophila* kultivirt worden war, wurde dieselbe abfiltrirt, das Filtrat mit der gleichen Menge 5proc. Dextrinlösung gemischt und etwas

Toluol zugesetzt. Die Rotation betrug + 8,40° und 96 Stunden später 8,14°; 10 ccm Fehling'scher Lösung wurden zu Anfang des Versuches reducirt von 29,0 ccm, zu Ende des Versuches von 15,5 ccm der Lösung. Es war also Dextrin verzuckert durch ein vom Pilze abgeschiedenes Enzym. Der gebildete Zucker gab mit essigsaurem Phenylhydrazin das Glucosazon.

Einige weitere Versuche wurden in ganz ähnlicher Art angestellt, nur wurde anstatt Dextrin Stärke benutzt und die Rotation, welche uns hier nichts lehren kann, nicht bestimmt, sondern nur die Kupferreduction. Das Resultat findet sich in der folgenden Tabelle; Spalte I giebt die Zusammensetzung der Nährlösung, Spalte II das Alter der Kultur, in den weiteren Spalten wird angegeben, wieviel ccm nöthig waren zur Reduction von 10 ccm Fehling'scher Lösung, und zwar III beim Anfang des Versuches, als die Stärke zugesetzt wurde, IV nach 3 Tagen, V nach 9 Tagen.

I. Zusammensetzung der Nährlösung	II. Alter der Kultur	III Anfangs-titrirung	IV. Nach 3 Tagen	V. Nach 9 Tagen
5 % Glucose, 0,5 % NH_4NO_3	48 Tage	4,2 ccm	3,9 ccm	—
5 „ Glycerin, 0,5 % KNO_3	37 „	keine Reduction	44 „	24 ccm
5 „ Kaliummalat, „ „ „	37 „	„ „	52 „	23 „
5 „ Natriumlactat, „ „ „	37 „	„ „	98 „	40 „
5 „ Kaliumacetat, „ „ „	37 „	„ „	120 „	60 „

Es war also klar, dass bei sehr verschiedener Kohlenstoffnahrung von unserem Pilze ein diastatisches Enzym abgeschieden wurde, wenn zwar vielleicht nicht immer in gleich grossen Mengen. Für die Glucose hatten wir dieses Resultat übrigens auch schon erhalten, indem das Enzym mit Alkohol gefällt werden konnte. Mit Hilfe der Jodprobe konnte noch gezeigt werden, dass dieses Enzym auch gebildet wird bei Ernährung mit 5 % Pepton und ebenfalls mit 2,5 % Raffinose und 0,5 % NH_4NO_3.

Es wurde weiter noch eine grössere Menge einer Glycerinnährlösung, worin während 45 Tagen *Monilia sitophila* gezogen war, abfiltrirt und Stärkekleister und etwas Toluol zugesetzt. Nach drei Tagen wurde filtrirt und konnte aus dem Filtrat eine ziemlich ansehnliche Menge (20 mg in gereinigtem Zustande) des Glucosazons erhalten werden. Daraus geht hervor, dass auch bei Glycerinnahrung das vom Pilze abgeschiedene Enzym die Stärke bis zur Glucose abbaut. Nun möchte ich darauf hinweisen, dass in der-

selben Flüssigkeit, wie oben gezeigt wurde, keine Maltoglucase sich vorfindet, also eventuell vorhandene Maltose nicht hydrolysirt wird.

Diese Thatsache liefert einen Beitrag zur Lösung einer vielumstrittenen Frage. Bekanntlich wird durch die Malzdiastase und in vielen anderen Fällen aus der Stärke Maltose gebildet. Wie verhalten sich nun dazu diejenigen Fälle, wo bei der Hydrolysirung der Stärke Glucose entsteht? Nach der Auffassung von Duclaux[1]) würde in solchen Fällen zuerst Maltose gebildet werden aus der Stärke durch Diastase, während darauf die Maltose durch ein anderes Enzym, die Maltase (unsere Maltoglucase) in Glucose übergeführt wurde. Nach Beyerinck's Vorstellung[2]) würde ein Enzym, die Glucase, im Stande sein, die Stärke in Glucose überzuführen, indessen mit verschiedenen Zwischenstadien, worunter Maltose; die Glucase wäre also ebenfalls im Stande, aus Maltose Glucose zu bilden.

Es geht aus unseren Versuchen hervor, dass bei *Monilia sitophila* keine dieser beiden Erklärungen möglich ist; Maltose kann hier keine Zwischenstufe sein bei der Umbildung der Stärke (wenn man nicht die ziemlich unwahrscheinliche Hypothese daneben aufstellen will, dass Maltose nur in Statu nascendi vom Enzym angegriffen wird); denn giebt man sie zur Flüssigkeit, so bleibt sie unverändert. Wo man in den meisten Fällen mit Enzymgemischen arbeitet und darum äusserst verwickelte Verhältnisse antrifft, ist die Frage augenblicklich wohl kaum zu lösen. Bei *Monilia* liegt die Sache ziemlich klar, und da wird man also annehmen müssen, dass entweder ein Enzym die Stärke mit der Zwischenstufe Dextrin überführt in Glucose, oder zwei Enzyme zusammenwirken in derselben Weise, wie Wijsman[3]) das bewiesen hat für die Diastase; das eine würde dann die Stärke in Dextrin überführen und vielleicht identisch sein mit der Dextrinase Wijsman's, das andere Dextrin zu Glucose hydrolysiren.

Da ich hiermit die Besprechung der Kohlenhydratenzyme beschliesse, so möchte ich endlich noch bemerken, dass nicht allein, wie wir oben sahen, die Lactose nicht vom Pilz gespalten wird,

---

1) E. Duclaux, Traité de Microbiologie, T. II, 1899, p. 471 ff.

2) M. W. Beyerinck, Ueber Nachweis und Verbreitung der Glucase, das Enzym der Maltose. Centralbl. f. Bakter., 2. Abth., Bd. I, 1895, p. 268 ff.

3) Wijsman, l. c.

sondern dass auch Inulin und Arabin nicht von ihm verändert werden, obzwar beide in geringem Grade als C-Nahrung benutzt werden können.

VIII. Lipase.

Als ich *Monilia sitophila* auf Milch kultivirte, stellte sich bald heraus, dass das Caseïn dabei coagulirt wird; es wurde constatirt, dass die Milch sauer geworden war. Ich dachte zuerst an eine Säurebildung aus Lactose; aber Versuche, hierüber angestellt, ergaben, dass eine Lactosenährlösung weder mit anorganischen Stickstoffverbindungen noch mit Pepton sauer wird, wenn unser Pilz darauf gezogen wird.

Darum wurde die Wirkung des Pilzes auf Fette untersucht. Es wurden Nährlösungen hergestellt, welche enthielten erstens 5 % Butterfett und 0,5 % KNO_3, zweitens 5 % Arachisöl und 0,5 % NH_4NO_3, und drittens 5 % Olivenöl und 0,5 % NH_4NO_3. Von jeder Art wurden je zwei Lösungen gemacht, alle mit etwas Lackmustinctur versetzt und dann je eine mit *Monilia* geimpft. Fette sind sehr schlechte Nährsubstanzen, aber im Verlauf einiger Wochen findet dennoch Wachsthum des Pilzes statt. Dabei stellte sich heraus, dass die Flüssigkeiten ohne Pilze ihre Farbe nicht änderten, während die pilzhaltenden allmählich hellroth wurden. Es war also Säure gebildet worden, welche nur aus den Fetten stammen konnte.

Rascher erhält man dasselbe Resultat, wenn man neben dem Fette der Nährlösung 2,5 % Glycerin zusetzt, dann findet eine zuletzt sehr starke Entwickelung des Pilzes statt und das Fett wird sehr bald gespalten. Nimmt man Glycerin allein, dann ändert sich die Reaction des Nährbodens nicht; das wurde auch noch in verschiedenen anderen Fällen geprüft; wo kein Fett vorhanden, blieb die Reaction während des Versuchs immer dieselbe.

Fette werden also von *Monilia sitophila* in Glycerin und freie Fettsäuren gespalten, wobei wohl hauptsächlich das Glycerin als Nahrung aufgenommen wird, da Fettsäuren zu den schlecht nährenden Substanzen gehören. Diese Spaltung wird verursacht durch ein in die Nährflüssigkeit abgeschiedenes Enzym, eine Lipase; das erhellt schon aus der einfachen Ueberlegung, dass Fette nicht durch die Zellmembran in das Innere der Zelle eindringen können. Es

konnte aber auch gezeigt werden durch folgenden Versuch. In einem Kolben, welcher Arachisöl als C-haltige Nährsubstanz enthielt, welches Oel natürlich auf der Oberfläche schwamm, wurde vorsichtig ein wenig Mycelium des Pilzes derart eingeführt, dass es nicht mit dem Oel in Berührung kam und auf dem Boden der Flasche liegen blieb; nichtsdestoweniger wurde auch hier energisch Säure gebildet.

Endlich wurde die Flüssigkeit von einer Glycerin-Arachisölkultur, welche Lackmus enthielt, abfiltrirt und vorsichtig neutralisirt mit verdünnter Kalilauge, bis sie eben alkalisch war. Dann wurde die eine Hälfte der Flüssigkeit 10 Minuten lang im Wasserbad auf 100° erhitzt, und hierauf zu beiden Hälften etwas Arachisöl und Toluol zugesetzt. Sehr lange blieben beide Flüssigkeiten unverändert, aber nach 1 ½ Monaten fing die nicht erhitzte Flüssigkeit an, eine rothe Farbe anzunehmen, während die andere unverändert blau blieb. Es war also hier in der Kulturflüssigkeit die Anwesenheit einer Lipase erwiesen. Untersuchungen über den Einfluss der Ernährung auf die Abscheidung dieser Lipase habe ich nicht angestellt.

IX. Tyrosinase.

Wenn man *Monilia sitophila* kultivirt auf Reis, Brot, Kartoffeln, Aepfeln, Mohrrüben, Hühnereiweiss, Milch oder auf Nährlösungen, welche Pepton oder Caseïn enthalten, so nimmt das Substrat allmählich eine braune Farbe an; wo keine Proteïnsubstanzen vorkommen, bleibt die Farbe der Nährlösung unverändert, mit einer Ausnahme. Wenn die Nährflüssigkeit nämlich Tyrosin enthält, so wird sie, wenn unser Pilz darin kultivirt wird, sehr bald dunkelbraun gefärbt. Ich hielt es für nicht unwahrscheinlich, dass in all diesen Fällen — weil ja die Proteïnstoffe auch einen Tyrosinrest enthalten — eine oxydirende Wirkung der von Bertrand entdeckten[1]) Tyrosinase vorlag.

Es stellte sich bald heraus, dass dem wirklich so war. Eine Kulturflüssigkeit, welche 5 % Maltose und 0,5 % NH_4NO_3 enthielt, wurde vom Pilz abfiltrirt, in zwei Hälften getheilt und die eine

1) Bertrand, Sur une nouvelle oxydase ou ferment soluble oxydant d'origine végétale. Bull. de la Soc. Chim. T. XV, 1896, p. 793.

direct, die andere, nachdem sie erst 10 Minuten im Wasserbad auf 100° erhitzt war, mit einer Tyrosinlösung vermischt (und natürlich etwas Toluol zugesetzt). Die erhitzte Flüssigkeit blieb unverändert, während die andere allmählich von der Oberfläche anfangend eine dunkle Farbe annahm, nach 24 Stunden schon dunkelbraun war und zuletzt fast schwarz aussah.

Es geht aus diesem Versuch übrigens noch hervor, dass Tyrosinase auch dann vom Pilz abgeschieden wird, wenn kein Tyrosin resp. keine tyrosinhaltigen Substanzen in der Nährlösung vorhanden sind. Im vorliegenden Fall handelte es sich um Ernährung mit NH_4NO_3 und Maltose; dasselbe Resultat wurde übrigens erhalten, als an Stelle der Maltose, Raffinose, Glucose, Glycerin oder essigsaures Natrium benutzt wurden. Nur war die Menge der abgeschiedenen Tyrosinase nicht immer dieselbe, was zu ersehen war aus der Schnelligkeit, womit die Farbenänderung der Tyrosin-haltigen Flüssigkeit stattfand. Z. B. wurde in der Glycerinlösung wenig Enzym gebildet, viel dagegen bei Ernährung mit Essigsäure oder Maltose.

X. Labenzym.

Oben wurde schon mitgetheilt, dass in Milch, worauf unsere *Monilia* kultivirt wird, das Caseïn gefällt wird. Anfangs hielt ich dafür, dass die Säurebildung Ursache davon war und ich habe das auch in meiner vorläufigen Mittheilung erwähnt. Das war indessen ein Irrthum, die Caseïnfällung wird durch ein abgeschiedenes Labenzym bewirkt, womit ich nicht sagen will, dass dies nicht befördert wird durch die Säurebildung, was ja auch schon lange in der Praxis bekannt ist.

Es wurde nämlich eine Kultur auf Milch angelegt und dieselbe nach vier Tagen abfiltrirt. Das Filtrat wurde in zwei Theile getheilt, *a* und *b*; *a* wurde während kurzer Zeit aufgekocht, *b* blieb unverändert. Beide so erhaltene Flüssigkeiten wurden wieder in zwei Theile getheilt; a_1 und b_1 wurden sauer gelassen, die anderen a_2 und b_2 vorsichtig mit verdünnter Kalilauge neutralisirt. Jetzt wurden allen 4 gleiche Mengen frischer Milch zugesetzt. Die beiden mit a_1 und a_2 versetzten blieben unverändert, während mit b_1 das Caseïn der Milch nach 2 Stunden coagulirt war; 5 bis 6 Stunden später fing eine Lösung dieses Caseïns an, welche dem

nachher zu nennenden tryptischen Enzym zuzuschreiben ist. Mit b_2 wurde nach 9 Stunden eine schwache Gerinnung beobachtet. Also mit der gekochten Flüssigkeit, auch wo dieselbe sauer war, keine Fällung des Caseïns, wohl mit der ungekochten, indessen sehr schwach in alkalischer, stark in saurer Lösung. Es war also ein Labenzym vorhanden, dessen Wirkung später wieder aufgehoben wird durch Trypsin und das sich deshalb nur dort gut nachweisen lässt, wo es eine kräftige Wirkung ausübt, in unserem Falle durch die saure Reaction. Uebrigens ist dieselbe, wie schon längst bekannt war, keine Bedingung für die Wirkung des Labenzyms; das ergab sich noch aus folgendem Versuche:

Der Pilz wurde kultivirt in einer 2,5proc. Caseïnlösung, welche kaum alkalisch war; dieselbe war zu Anfang ganz durchscheinend, nur sehr schwach opalisirend. Nach zwei bis drei Tagen fing die Lösung an, sich zu trüben, und allmählich entstand eine schwere Fällung, offenbar in Folge des abgeschiedenen Labenzyms. Einige Tage später ergab sich, dass der Niederschlag anfing, sich wieder zu lösen (wie wir bald sehen werden durch die Wirkung eines tryptischen Enzyms). 16 Tage nach dem Anfang der Kultur war die Nährlösung wieder vollkommen klar und durchsichtig. Jetzt wurde abfiltrirt und 15 ccm des Filtrats (welches alkalisch reagirte) mit der gleichen Menge Milch gemischt. Eine halbe Stunde später fing die Gerinnung der Milch an, und nach einer Stunde war alles Caseïn coagulirt.

Es wurde in einigen Fällen untersucht, ob das Labenzym auch dann gebildet wird, wenn kein Caseïn in der Nährlösung sich vorfindet. Dasselbe konnte nicht aufgefunden werden in Kulturen auf 2,5 % Glycerin mit 5 % Arachisöl und 0,5 % NH_4NO_3, in 5 % Maltose, Glucose oder Raffinose mit 0,5 % NH_4NO_3, auf 2,5 % Natriumacetat (mit NH_4NO_3), dagegen wohl in 5proc. Peptonkulturen, sodass also nur bei Ernährung mit Proteïnsubstanzen Labenzym abgeschieden wird.

XI. Trypsin.

Im vorigen Abschnitt wurden schon einige Versuche mitgetheilt, woraus hervorzugehen schien, dass der Pilz ein proteolytisches Enzym abscheidet. Zuerst machte sich mir das bemerkbar, als ich Kulturen auf Nährgelatine anlegte; diese wird dann nämlich sehr

rasch verflüssigt und zwar sowohl bei aëroben als bei anaëroben Kulturen (in Buchner'schen Röhren mit Pyrogallol und Kalilauge).

Weiter wurde folgender Art vorgegangen, um die Anwesenheit eines gelatineverflüssigenden Enzyms in der Kulturflüssigkeit und im Innern der Pilzzellen zu zeigen. Es wurde *Monilia sitophila* in einer 5proc. Peptonlösung gezogen. Als die Kultur 10 Tage alt war, wurde die Flüssigkeit abfiltrirt und in zwei Theile geschieden; der eine *a* blieb unverändert, der andere *b* wurde kurze Zeit aufgekocht. Die auf dem Filter zurückgebliebene Pilzmasse wurde gut mit Wasser gewaschen und darauf in einem Mörser mit Kieselguhr zu einem Brei zerrieben. Dieser Brei wurde einige Zeit mit Wasser stehen gelassen, dann wurde abfiltrirt und das Filtrat auf 10 ccm gebracht; die eine Hälfte dieses Filtrats wurde keiner weiteren Behandlung unterworfen (*c*), die andere (*d*) wurde kurz aufgekocht. Es wurde nun hergestellt eine 10proc. Gelatinelösung, wozu etwas Thymol gegeben war und soviel Zinnober, dass dieselbe hellroth gefärbt war; dadurch konnte eine etwaige Verflüssigung der Gelatine mit einem Blicke constatirt werden durch das Verschwinden der rothen Farbe. Hiervon wurden nun nach einer von Herrn S. L. Schouten in meinem Institute ausgearbeiteten Methode[1]) je 10 ccm in Reagenzröhren derart vertheilt, dass ein kurzer Gelatinestreifen sich an der einen Längswand befand, etwa 2,5 cm hoch über der Oberfläche; letztere wurde mit Bleistift auf dem Glas markirt. Darauf wurden von *a*, *b*, *c* und *d* je 5 ccm mit etwas Toluol in ein derart hergestelltes Reagenzröhrchen gebracht. Da der Gelatinestreifen überall gleich gross war, so konnte die Zeit, in welcher derselbe gelöst wird, ein ungefähres Maass abgeben für die Menge des vorhandenen Enzyms. Es zeigte sich nun in unserem Fall, dass in *b* und *d*, welche beide aufgekocht waren, keine Spur von Verflüssigung eintrat, auch nicht nach zwei Monaten. Bei *a* war der Streifen in 10 Stunden gelöst, bei *c* in fünf Tagen. In *c* war also ungefähr 12 Mal weniger Enzym vorhanden als in *a*; während aber von *c* nur 10 ccm Flüssigkeit vorlagen, waren von *a* 100 ccm. Man kann also ungefähr sagen, dass die ganze Enzymmenge der Flüssigkeit 120 Mal grösser war als diejenige, welche sich im Innern der Protoplaste des Pilzes vorfand.

1) S. L. Schouten, Zittingsverslag Koninkl. Akademie van Wetenschappen. Amsterdam, van 30. Maart 1901.



Es wurden nun genau in derselben Art eine Anzahl anderer Kulturflüssigkeiten, worin der Pilz gezogen war, untersucht auf die Anwesenheit eines gelatineverflüssigenden Enzyms. Nach 70 Tagen war noch nichts gelöst bei den folgenden Nährstoffen (alles 14 Tage alte Kulturen mit 0,5 % NH_4NO_3): 2,6 Glucose, 2,6 Fructose, 5 Saccharose, 5 Maltose, 5,3 Lactose, 1,1 Arabinose, 2 Glykogen, 0,5 Inulin, 5 Arabin, 2,7 Mannit, 1 Sorbit, 1,3 Glycerin, 0,7 Aethylalkohol, 1,3 Aethylacetat, 5 Arachisöl, 0,7 Kaliumacetat, 1,7 Kaliumtartrat, 1,1 Glykocoll, 1,9 Asparagin. Für diejenigen Substanzen, welche wohl die Enzymabscheidung anregten, findet man das Resultat in untenstehender Tabelle, wobei hinter der Nährlösung angegeben ist das Alter der Kultur und die Zeit, welche verfloss, bis der Gelatinestreifen durch 5 ccm der ungekochten Flüssigkeit gelöst war. Die Zahlen sind unter sich vergleichbar, da die Nährlösung immer 100 ccm Flüssigkeit enthielt, sodass die Enzymmenge berechnet werden konnte und in der letzten Spalte angegeben ist, wenn man diejenige beim Pepton = 100 stellt. Bemerkt mag noch werden, dass immer ein Controllversuch mit einer gekochten Menge Nährlösung gemacht wurde, wobei nie die geringste Spur von Verflüssigung der Gelatine beobachtet wurde.

Zusammensetzung der Nährlösung	Alter der Kultur	Verflüssigungszeit	Enzymmenge
5 % Pepton	10 Tage	10 Std.	100
2,5 » Caseïn	13 »	15 »	66,7
10 » Raffinose*	15 »	11 Tage	3,8
5 » Hühnereiweiss . . .	14 »	12 »	3,5
5 » Raffinose*	15 »	14 »	3,0
2,5 » Isodulcit, 1,3 % Glycerin*	14 »	33 »	1,9
1,8 » Erythrit, 1,3 » » *	14 »	54 »	0,8

* Diese alle mit 0,5 % NH_4NO_3.

Einigermassen ansehnliche Mengen des Enzyms wurden also nur bei Ernährung mit Proteïnsubstanzen gebildet, wobei das Hühnereiweiss eine merkwürdige Ausnahme bildet, was aber wohl dem Umstande zuzuschreiben ist, dass dasselbe coagulirt war und darum verhältnissmässig langsam verzehrt wurde. Bei der Raffinose, beim Isodulcit und dem Erythrit war die Lösung übrigens in der angegebenen Zeit zwar eine Loslösung des Gelatinestreifens in Stücke, aber diese wurden noch lange nicht ganz verflüssigt; hier ist also jedenfalls die Enzymmenge zu hoch angegeben.

Welchen Namen soll man dem Enzym geben? Es zeigte sich bei einem Versuche, dass die Gelatine sowohl von einer schwach sauren, als von einer alkalischen oder einer neutralen enzymhaltigen Flüssigkeit verflüssigt wird; solche proteolytischen Enzyme werden gewöhnlich mit dem Sammelnamen Trypsin belegt, den wir auch weiter benutzen wollen.

Uebrigens weisen auch die Spaltungsproducte der Proteïnstoffe auf die tryptische Natur des Enzyms hin. Eine Kultur auf coagulirtem, gut ausgewaschenem Hühnereiweiss in Wasser vertheilt, wurde abfiltrirt, im Filtrat etwaiges Eiweiss mit Bleiessig niedergeschlagen, filtrirt und überschüssiges Blei mit Kohlensäure gefällt. Es wurde wieder filtrirt und in der so erhaltenen Flüssigkeit eine deutliche Biuretreaction beobachtet, während Phosphorwolframsäure und Tannin Niederschläge lieferten. Die vom Phosphorwolframsäureniederschlag abfiltrirte Flüssigkeit zeigte eine deutliche Ammoniakreaction mit Nessler's Reagenz, ebenfalls als dieselbe alkalisch gemacht worden war und ein Streifen rothen Lackmuspapiers darüber gehängt wurde. Es waren also wohl Peptone (resp. Hexonbasen) gebildet, aber daneben weitere Spaltungsproducte, jedenfalls Ammoniak.

Uebrigens wurden nach ganz derselben Methode auch Eiweissspaltungsproducte angetroffen in einer Kulturflüssigkeit, welche keine Spur Eiweiss erhalten hatte, nur 5% Glycerin und 0,5% NH_4NO_3, und welche während 64 Tagen eine Kultur getragen hatte von *Monilia sitophila*. Ob auch Ammoniak gebildet war, konnte hier natürlich auf qualitativem Wege nicht bestimmt werden, darum wurde dazu eine andere alte Kultur benutzt in einer Nährlösung, welche 5% Maltose und 0,5% KNO_3 enthielt. Hier war wirklich in der oben angegebenen Weise die Anwesenheit von Ammoniak zu constatiren. Wie sind diese Versuche zu erklären? Es ist nur eine Erklärung möglich, dass diese Eiweisszersetzungsproducte von todten Pilzzellen herstammen, dass man es also mit einer Art Selbstverdauung des Pilzes zu thun hat. Das macht aber auch, dass man wohl in vielen Fällen geringe Spuren von Trypsin antreffen wird, welche eben diesen abgestorbenen Zellen und den dadurch in der Nährlösung aufgetretenen Proteïnsubstanzen zuzuschreiben sind.

Wenn wir mit dieser Erfahrung noch einmal zurückgreifen zu der Tabelle auf p. 657, so wird man wohl die ganz niedrigen Zahlen für die Enzymmenge eben dieser Wirkung zuschreiben

müssen, und bleiben als Substanzen, welche die Trypsinabscheidung veranlassen, nur übrig die gelösten Proteïnstoffe und allenfalls coagulirtes Hühnereiweiss und Raffinose.

Noch in einer ganz anderen Weise konnte gezeigt werden, dass die Spaltung der Proteïnstoffe nicht beim Pepton aufhört. Bei den auf p. 624 beschriebenen Versuchen war eine 5proc. Peptonnährlösung, worin während 20 Tagen unsere *Monilia* kultivirt worden war, abfiltrirt, mit dem gleichen Volum Wasser verdünnt und darauf dessen optische Drehung bestimmt; dieselbe betrug — 1,71°. Vier Tage später war die Linksdrehung aber nur noch 1,50°. Sehr wahrscheinlich war hier Pepton von dem tryptischen Enzym in einfachere Verbindungen übergeführt, welche keine oder Rechtsrotation besassen. Die Richtigkeit dieser Erklärung wurde durch den folgenden Versuch erwiesen:

Eine 5proc. Peptonlösung, worin während 9 Tagen *Monilia sitophila* kultivirt war, wurde vom Mycelium durch Filtriren getrennt, die Hälfte (*a*) kurze Zeit aufgekocht, die andere Hälfte (*b*) keiner weiteren Behandlung unterworfen. Zu beiden Hälften wurde darauf eine gleiche Menge 5proc. Peptonlösung und etwas Toluol zugesetzt, bei beiden die Rotation bestimmt, und 27 Stunden später diese Bestimmung wiederholt. Bei *a* betrug die Linksdrehung jedesmal 4,92°; es hatte also keine Veränderung in der Flüssigkeit stattgefunden, wo das Enzym durch die hohe Temperatur getödtet war. Bei *b* war die ursprüngliche Linksrotation 5,04°, nach 27 Stunden betrug sie 4,81°; sie hatte sich also um 0,23° vermindert. Hier hatte das Trypsin auf das Pepton einwirken können und einen Theil desselben in einfachere Substanzen gespalten.

Zuletzt mag noch bemerkt werden, dass die Dunkelfärbung eiweisshaltiger Nährsubstrate (welche die zuletzt genannten Polarisationsversuche etwas schwierig macht) durch die Wirkung der Tyrosinase ebenfalls beweist, dass eine tiefgreifende Spaltung der Proteïnsubstanzen stattfindet. In alten Kulturen, welche ursprünglich kein Eiweiss enthielten, können solche Spaltungsproducte sich zuletzt, wie gesagt, auch vorfinden und dann besteht die Möglichkeit, dass solche ursprünglich eiweissfreie Nährböden sich auf die Dauer dunkler färben. Einige Male wurde das auch in geringem Grade beobachtet, besonders an den abgestorbenen Hyphen des Pilzes.

XII. Zusammenfassung der Resultate.

1. *Monilia sitophila* kann mindestens 10 verschiedene Enzyme bilden, welche mit Ausnahme der Trehalase alle in die Kulturflüssigkeit abgeschieden werden, wenn zwar nicht alle unter jeglichem Umstande. Sie können in Lösung erhalten werden, indem man dieselbe durch Filtrirpapier vom Pilze trennt. Die Enzyme können zwar mit Alkohol aus solchen Flüssigkeiten gefällt werden, büssen dann aber einen Theil ihrer Kraft ein.

2. Die 10 Enzyme sind:
Maltoglucase, welche Maltose in Glucose spaltet,
Trehalase, welche Trehalose in Glucose spaltet,
Raffinase, welche Raffinose in einfachere Zuckerarten spaltet,
Invertase, welche Saccharose zu Invertzucker hydrolysirt,
Cytase, welche Cellulose in einen reducirenden Zucker umwandelt,
Diastase, welche Stärke in Dextrin und Glucose überführt,
Lipase, welche Fette in Glycerin und Fettsäuren spaltet,
Tyrosinase, welche sauerstoffübertragend Tyrosin oxydirt,
Labenzym, welches Caseïn fällt,
Trypsin, welches Proteïnstoffe spaltet.

3. Die etwas ausführlicher untersuchten Enzyme der *Monilia sitophila* lassen sich in verschiedene Gruppen theilen, je nachdem sie bei fast jeglicher Ernährung gebildet werden (Tyrosinase, Diastase, Invertase), oder nur bei gewissen, immerhin noch ziemlich verschiedenen Nährstoffen (Maltoglucase) oder endlich nur oder fast nur bei Ernährung mit denjenigen Substanzen, welche vom Enzym gespalten werden (Trypsin und Labenzym).

Streng geschieden sind diese Gruppen nicht, sondern allmählich ineinander übergehend, da z. B. die Menge abgeschiedener Tyrosinase, Invertase, Diastase und Maltoglucase auch nicht bei jeglicher Ernährung dieselbe ist, und andererseits die Abscheidung des Trypsins nicht so streng gebunden ist an das Vorhandensein von Proteïnsubstanzen, wie diejenige des Labenzyms.

4. Maltoglucase wird nur dann vom Pilze gebildet, wenn gewisse Kohlenhydrate als Nahrung gegeben werden (neben anorganischer N-Nahrung), und zwar in erster Linie Raffinose,

Maltose, Dextrin und Stärke, in zweiter Linie Cellulose, endlich Glykogen, Trehalose, Galactose, Xylose und Saccharose. Zweifelhaft blieben Fructose und Glucose; letztere Zuckerart hemmt indessen die Bildung der Maltoglucase nicht.

5. Ausser den Kohlenhydraten giebt es noch eine Gruppe von Substanzen, welche zur Maltoglucasebildung Veranlassung geben, nämlich die Proteïnstoffe; möglicherweise wird solches verursacht durch einen Kohlenhydratrest, welcher im Eiweissmolekul enthalten ist.

6. Wenn eine Nährsubstanz Veranlassung ist zur Bildung der Maltoglucase, so wird bei steigender Menge des Nährstoffes eine zunehmende Menge Enzym gebildet; zwischen gewissen Grenzen sind diese beide einander ungefähr proportional. Höhere Concentrationen des Nährstoffes wirken wieder hemmend auf die Bildung der Maltoglucase, sodass bei einem gewissen Gehalt der Lösung an Nährstoff (und zwar beim Dextrin ungefähr 10%, bei der Maltose ungefähr 5—10%, bei der Raffinose ungefähr 10%) die Maximalmenge des Enzyms gebildet wird. Diese Hemmung wird nicht durch den höheren osmotischen Druck der stark concentrirten Lösungen verursacht.

7. Wenn zwar ein stärker entwickeltes Mycelium natürlich mehr Maltoglucase bilden kann als ein schwächeres, so wird der in 6 genannte Einfluss der Nahrungsmenge auf die Quantität des gebildeten Enzyms nicht, oder nicht vorwiegend verursacht durch den Einfluss, den diese Nahrungsmenge auf die Entwickelung des Myceliums ausübt.

8. Trehalase, das Enzym, welches Trehalose in Glucose verändert, wird vom Pilz bei Trehalosenahrung zwar gebildet, bleibt aber im Protoplast und tritt nicht in die Kulturflüssigkeit aus. Die entstandene Glucose hingegen diffundirt aus den Zellen hinaus und kann also in der umgebenden Nährlösung aufgefunden werden.

9. Bei Raffinosenährung wird dieselbe von einem ausgeschiedenen Enzym der Raffinase in einfachere Zuckerarten gespalten.

10. Saccharose wird von *Monilia sitophila* invertirt, indem ein Enzym, die Invertase, gebildet wird. Dieselbe entsteht nicht nur in Nährlösungen, welche Saccharose enthalten, sondern auch

bei Ernährung mit anderen Kohlenhydraten (Glucose, Maltose) und mit Nicht-Kohlenhydraten (Glycerin, Essigsäure, Milchsäure, Aepfelsäure, Pepton). Etwas zweifelhaft bleibt die Abscheidung des Enzyms bei Ernährung mit Raffinose.

11. Cellulose wird durch ein abgeschiedenes Enzym, eine Cytase, in einen reducirenden Zucker verwandelt, welcher indessen wieder bald vom Pilz verbraucht wird.

12. Stärke wird mit der Zwischenstufe eines Dextrins in Glucose übergeführt; das geschieht durch die Wirkung eines amylolytischen Enzyms (oder mehrerer Enzyme), welches nicht allein gebildet wird, wenn der Pilz mit Stärke oder Dextrin genährt wird, sondern auch wenn die Kohlenstoffnahrung aus Maltose, Raffinose, Glucose, Glycerin, Aepfelsäure, Milchsäure, Essigsäure oder Pepton besteht.

13. Das in einer Glycerinnährlösung gebildete amylolytische Enzym führt die Stärke in Glucose über; in dieser selben Lösung wird vom Pilze keine Maltoglucase abgeschieden, zugesetzte Maltose bleibt also unverändert. Daraus geht hervor, dass Maltose hier keine Zwischenstufe sein kann bei dem Abbau der Stärke zu Glucose.

14. Fette werden von *Monilia sitophila* unter der Wirkung eines Enzyms, einer Lipase, in freie Fettsäuren und Glycerin gespalten.

15. Proteïnstoffe und ebenfalls Tyrosin, welche sich in einer Nährlösung befinden, worauf der Pilz gezogen wird, werden allmählich dunkel gefärbt durch Oxydation des Tyrosins; diese wird bewirkt durch ein abgeschiedenes Enzym, die Tyrosinase, welche auch bei Abwesenheit von tyrosinhaltigen Substanzen (bei Ernährung mit Raffinose, Glucose, Maltose, Glycerin und Essigsäure), wenn zwar nicht immer in gleicher Menge gebildet wird.

16. In caseïnhaltigen Flüssigkeiten wird vom Pilze ein Labenzym abgeschieden, welches Caseïn gerinnen macht. Dieses entsteht also auch in Milch, wo die Wirkung desselben unterstützt wird durch die aus dem Fette entstandenen Säuren.

17. Das Labenzym wird nicht abgeschieden bei Ernährung des Pilzes mit Maltose, Glucose, Raffinose, Glycerin, Essigsäure oder Fett, wohl bei Peptonnahrung.

18. Von *Monilia sitophila* wird ein tryptisches Enzym abgeschieden, welches Proteïnsubstanzen nicht allein bis zu Pepton, sondern viel weiter spaltet, sodass auch Ammoniumsalze gebildet werden. Diese Spaltungsproducte von Eiweiss finden sich in alten Kulturen auch dort, wo ursprünglich keine Spur von Proteïnsubstanzen in der Nährflüssigkeit enthalten war, und rühren dann von abgestorbenen Zellen her.

19. Das tryptische Enzym wird fast nur gebildet, wenn gelöste Proteïnsubstanzen in der Nährlösung vorhanden sind, sonst nicht oder kaum (in sehr geringem Grade bei Raffinosenahrung, wobei fraglich bleibt, inwieweit die Producte der abgestorbenen Zellen hierbei mitwirkten).

20. Das tryptische Enzym entsteht nicht nur bei Anwesenheit von freiem Sauerstoff, sondern auch in anaërobiontischen Kulturen.

21. Weder bei der Maltoglucase, noch bei der Invertase, der Diastase oder der Lipase konnte ein hemmender Einfluss des gebildeten Spaltungsproductes auf die Abscheidung des Enzyms bemerkt werden.

22. Aus den Untersuchungen ergiebt sich mit Sicherheit die Nicht-Identität der Maltoglucase, der Trehalase, der Invertase und der Diastase.

23. Zur leichteren Uebersicht ist der Einfluss verschiedener Nährstoffe auf die Abscheidung einiger Enzyme in untenstehender Tabelle zusammengestellt. Das Zeichen + deutet an, dass das Enzym bei dieser Ernährung gebildet wird, das Zeichen 0, dass dasselbe nicht entsteht, — dass die Sache nicht untersucht wurde.

	Caseïn	Pepton	Maltose	Raffinose	Glucose	Glycerin	Essigsäure
Labenzym	+	+	0	0	0	0	0
Trypsin	+	+	0	+?	0	0	0
Tyrosinase	+	+	+	+	+	+	+
Maltoglucase . .	+	+	+	+	0	0	0
Invertase	—	+	+	+?	+	+	+
Diastase	—	+	+	+	+	+	+

24. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass bei einer und derselben Pflanze die verschiedenen Enzyme sich äusserst

verschieden verhalten. Das muss zur nöthigen Vorsicht mahnen gegen die Verallgemeinerung der wenigen bis jetzt bekannten Thatsachen.

Jedenfalls wird eine ziemlich allgemein gehegte Ansicht, dass Enzymbildung durch eine Zelle hinweist auf eine Art Hungerzustand dieser Zelle, durch die hier mitgetheilten Versuche in ihrer allgemeinen Form widerlegt. Meistens scheiden nur gut genährte Zellen viel Enzym ab.

Utrecht, März 1901.

Die grünen Halbschmarotzer. III.

Bartschia und *Tozzia*,
nebst Bemerkungen zur Frage nach der assimilatorischen Leistungsfähigkeit der grünen Halbschmarotzer.

Von

E. Heinricher.

Mit Tafel XVI u. XVII und 7 Textfiguren.

Vorbemerkungen.

Das aus meinen Studien über die Halbschmarotzer gewonnene Material ist gegenwärtig schon mächtig angewachsen. Da aber für gewisse Parasiten noch ergänzende Ergebnisse wichtigerer Art in der Folge zu erwarten sind, soll vorläufig mit der Veröffentlichung über dieselben noch zurückgehalten werden. Dem Abschlusse nahe sind die Untersuchungen über die Santalaceen, welche die Gattungen *Osyris*, *Thesium* und *Comandra* umfassen. Von Rhinanthaceen sind die Gattungen *Melampyrum* und *Pedicularis* noch in Untersuchung. Von ersterer ist bisher durch eigene Beobachtungen nur *M. silvaticum* genauer erforscht. Für dieses hat die Kultur eine entschiedene Prävalenz des Parasitismus gegenüber dem Saprophytismus ergeben; bei der Auffassung, die man bezüglich der Lebensweise für das so nahestehende *M. pratense* gewonnen hat, ist die Einbeziehung letzterer Art in die Kulturversuche wünschenswerth geworden und wurden desshalb mit diesem, sowie mit *M. nemorosum*, solche für nächstes Jahr eingeleitet. Von der Gattung *Pedicularis* ist bisher nur die leicht kultivirbare *P. palustris* erledigt. Andere Arten dieser im allgemeinen schwer kultivirbaren Gattung haben bisher noch nicht ausreichende Erfolge geliefert, um ein halbwegs abgeschlossenes Bild über ihr Verhalten zu bieten.

Wenn auch nicht völlig abgeschlossen, so doch in ihren wichtigsten Momenten klar dastehend, sind die Ergebnisse mit *Bartschia* und *Tozzia*, die daher bereits hier zur Veröffentlichung kommen.

Daran schliesse ich die Mittheilung eines Versuches, der die assimilatorische Leistungsfähigkeit der Halbschmarotzer noch klarer zur Anschauung bringt, als dies bisher möglich war. Damit wird die Erörterung zweier Einwürfe verknüpft, welche die Kritik gegen meine im 2. Theile dieser Studien vertretenen Anschauungen vorgebracht hat.

Ein in Kürze folgender Theil wird Nachträge für die bereits behandelten Gattungen *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus* bringen und an ihrer Hand eine Anzahl schon früher aufgeworfener Fragen behandeln, deren Beantwortung mangels erfolgreich durchgeführter Versuche, bisher ausstand.

Meinem Assistenten, Herrn Dr. Ad. Wagner, spreche ich für die zum Theil sehr mühsamen und zumeist trefflich gelungenen photographischen Aufnahmen, welche den Entwickelungsgang von *Tozzia* zur Anschauung bringen, und für die mir dadurch geleistete, werthvolle Unterstützung, meinen besonderen Dank aus.

I. Auf dem Wege vom Halbparasitismus zum absoluten Parasitismus.

Unter diesem Titel habe ich die mit *Bartschia* und *Tozzia* erzielten Ergebnisse in einem Vortrage im naturwissenschaftlich-medicinischen Verein in Innsbruck besprochen[1]). In der That sind es diese beiden Rhinanthaceen, welche uns die Brücke von den halbparasitischen Rhinanthaceen zu der holoparasitischen Gattung *Lathraea* bauen. Wir wollen hier Entwickelungsgang und Lebensweise beider näher betrachten.

A. *Bartschia alpina* L.

Die Ansichten über den Parasitismus von *Bartschia* sind bei den älteren Beobachtern keine einhelligen. Kunze[2]), der den

1) Eine Skizze dieses Vortrages findet sich in dem Berichte des naturwiss.-medicinischen Vereins in Innsbruck, XXV. Jahrg., 1899/1900. Desgleichen wurde das Wichtigste über *Bartschia* und *Tozzia* in den Berichten der Deutsch. Botan. Gesellsch., Jahrg. 1899, Bd. XVII in dem Artikel „Zur Entwickelungsgeschichte einiger grüner Halbschmarotzer“ vorläufig mitgetheilt.

2) Ueber den Parasitismus der Rhinanthaceen von J. Decaisne; Ann. d. sc. nat. Juill. 1847, III. Sér. tom. 8, p. 1—9 (mit einigen Anmerkungen von G. Kunze in Botan. Ztg. 1848).

Lesern der Botan. Ztg. im Jahrgange 1848 die Decaisne'sche Arbeit „Ueber den Parasitismus der Rhinanthaceen" in Uebersetzung mittheilt, sagt in einer seiner Anmerkungen p. 26: „*Bartschia alpina* habe ich mehrmals vergeblich aus Samen zu ziehen versucht, die Pflanze aber im September 1847 im Garten des Joanneums zu Gratz in kräftigem Wuchs gefunden und sie von dort für den Leipziger Garten mitgetheilt erhalten." E. Regel[1]) berichtet, die Gattungen *Pinguicula, Drosera, Pedicularis* und auch *Bartschia* schon mit gutem Erfolg kultivirt zu haben und sagt, „dass bei diesen letzteren Gattungen *(Pedicularis, Bartschia)* die keimenden Pflanzen sich mit ihren ersten Wurzeln an denen anderer Pflanzen, ähnlich wie Epiphyten, festsaugen, mag wohl begründet sein; ein wirkliches Schmarotzen kommt bei denselben aber gewiss ebensowenig wie bei den Gentianeen, Pyroleen, der *Neottia Nidus avis* und anderen Pflanzen vor, die schon von manchem für wahre Parasiten gehalten wurden".

Die Aussage Kunze's berichtet nicht, ob bei der im Joanneum in Graz in gutem Kulturzustand gesehenen *Bartschia* die Ernährung durch eine Wirthspflanze ausgeschlossen war. Regel allerdings ist der Ansicht, dass ihm die Kultur der *Bartschia* ohne Wirth geglückt sei. Die betreffende Mittheilung lautet wörtlich: „Uebereinstimmend mit diesen Untersuchungen Brandt's sind noch keine gelungenen Kulturversuche von *Thesium, Rhinanthus, Melampyrum, Euphrasia* bekannt, **wenn nicht deren Nährpflanzen in der Nähe waren,** wärend die Gattungen *Pinguicula, Drosera, Pedicularis* und auch *Bartschia* schon mit gutem Erfolge von mir kultivirt wurden." Trotz dieser Aeusserung Regel's fasst Pitra[2]) seine Anschauung doch in folgendem Satz zusammen: „Darum glaube ich, da alle Rhinanthaceen im natürlichen Zustande Saugwarzen haben, da sie in der Natur in so grosser Menge wachsen, sich aber fast gar nicht kultiviren lassen, dass alle diese Pflanzen wirkliche Parasiten sind."

Ueber die Haustorien von *Bartschia* findet sich eine kurze Notiz in der Dissertationsschrift von Solms-Laubach „De Lathraeae generis positione systematica"[3]). Am eingehendsten ist

1) E. Regel, Die Schmarotzergewächse und die mit denselben in Verbindung stehenden Pflanzenkrankheiten. Zürich 1854, p. 34.

2) A. Pitra, Ueber die Anheftungsweise einiger phanerogamer Parasiten an ihre Nährpflanzen. Botan. Ztg. 1861, p. 66.

3) 1865.

meines Wissens von ihnen die Rede in der Dissertation von Krause[1]) „Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea Squamaria* L.“ Er beschreibt die äussere morphologische Gestaltung derselben und stellt ihr stetes Vorhandensein fest. Von besonderem Interesse ist auch sein Nachweis, dass Haustorien über ein Jahr zu functioniren vermögen; den Beweis hierfür gewinnt er aus dem Zurückbleiben des Holzzuwachses an der Nährwurzel (dikotyledone Pflanze) dort, wo der Saugfortsatz das Holz erreicht hat. In gleicher Weise geschah dies später für Haustorien von *Lathraea* durch mich[2]).

Die Kultur von *Bartschia alpina* gestaltet sich nicht gerade leicht. Meine Versuche umfassen die Periode von 1895 bis zur Gegenwart. Drei der Aussaaten ergaben keine Keimung, drei hatten Erfolg. Zur Sicherung eines solchen dürfte es sich empfehlen, die Samen sofort nach der Reifung und Ernte anzubauen, was bei allen Parasiten die besten Ergebnisse zeitigt. Eine gewisse Empfindlichkeit des Saatgutes bildet die erste Schwierigkeit bei den Kulturen. Weitere erwachsen aus der besonders langsamen Entwickelung der *Bartschia*, wobei eine ständige Controlle nothwendig ist, dass der Parasit nicht durch die Wirthspflanzen überwuchert und erdrückt wird. Das alpine Klima scheint der *Bartschia* diesen Kampf wesentlich zu erleichtern. Endlich hat man mit Schnecken, Raupen und dergl. zu kämpfen, die einem trotz grösster Obsorge die Erfolge wesentlich einengen.

Die Schilderung des Entwickelungsganges der Pflanzen soll nach der ersten gelungenen Kultur erfolgen, deren Individuen auch heute noch leben.

Die Aussaat von 1895 gesammelten Samen erfolgte am 27. Februar 1896; die eine mit gleichzeitiger Aussaat eines Wirthes *(Avena flavescens)*, die andere ohne Beigabe eines solchen. Keimung erfolgte in beiden Kulturen erst im April 1897[3]). Daraus ergiebt

1) Breslau 1879.

2) Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten. Breslau 1895, J. U. Kern's Verlag, p. 58.

3) Ein gleiches Verhalten zeigten auch *Euphrasia* und *Alectorolophus*. Im Herbste nach der Samenreife ausgesäte Samen keimen im nächsten Frühjahre. Verspätet im Jahre nach der Keimung ausgelegte Samen (Februar, März) keimen erst im darauffolgenden Jahre. Ich fasste dies unter den Worten zusammen: „Der Same bedarf zur Keimung eines längeren Liegens im Boden (winterliche Samenruhe)“. Vergl. „Die grünen Halbschmarotzer, II“, p. 414.

sich, dass auch längere Zeit trocken gelegene Samen keimen können. Ich erwähne dies, weil oben im allgemeinen das Vortheilhafte einer sofortigen Aussaat nach der Ernte erwähnt wurde. Da die wirthlos angelegte Kultur zu dieser Zeit noch wirklich ohne Wirthspflanzen war, geht ferner hervor, dass für die Samen von *Bartschia* zur Keimung der Anreiz durch ein lebendes Nährobject (Wirthswurzel) nicht nothwendig ist. Ja gerade in der Kultur ohne Wirth waren bis 20. April schon zahlreiche Keimlinge vorhanden, während in der Kultur mit Wirth erst einer erschienen war.

Die Kulturen waren bisher im Zimmer gestanden. Nun kamen die Thonschüsseln, in welchen sie angelegt worden waren, in den Garten. Durch spontane Aussaat traten jetzt auch in der bisher wirthlosen Kultur verschiedene Pflanzen, Gräser und mehrere Dikotylen auf. Am 16. April hatten die ersten Keimpflänzchen ausser den Kotyledonen schon das erste Laubblattpaar entfaltet; gleichzeitig aber wurde in der Achsel eines der Kotyledonen ein Seitentrieb als rothes Knöspchen bemerkbar[1]). Ein auf dieser Stufe befindliches Pflänzchen wurde am 29. Mai ausgestochen; es ist in Fig. 1, Taf. XVI zweifach vergrössert dargestellt. Ausser den geschilderten Verhältnissen gewahrt man an dem Wurzelfragment ein paar Haustorialknötchen; die Wirthswurzeln waren bei der Präparation abgerissen.

Das stärkste Pflänzchen hatte zur selben Zeit (29. Mai) schon 4 Paare kleiner Laubblätter. Am 16. Juni zählte man sechs Paare; auch an der Achselknospe des Kotyledo sind 2 Blattpaare erkennbar. Am 6. Juli zeigte der Spross der stärksten Pflanze ca. 2 ½ cm Länge und hatte 8 Paare Laubblätter. An den zuletzt gebildeten Blättern wird Behaarung auffällig, während die früheren dem freien Auge kahl erschienen.

Am 12. October wurden zwei Pflänzchen von Mittelgrösse einer der Kulturen entnommen. Das eine davon ist in Fig. 2, Taf. XVI

---

1) *Bartschia* reiht sich den wenigen bekannten Pflanzen an, die Sprosse aus der Achsel der Kotyledonen (in der Regel nur aus der Achsel eines Kotyledo, vielleicht aus beiden, wenn die junge Pflanze sofort sehr günstige Ernährungsbedingungen trifft) gleich nach dem Entfalten entwickeln. Raciborski („Ueber die Verzweigung". Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 2° Sér, Vol. II, p. 18, 1900) hat als hierhergehörig von einheimischen Pflanzen *Thelygonum Cynocrambe* L., von tropischen *Nephelium loppaceum* L. und *Euphorbia rubrosperma* Lotsy namhaft gemacht.

ebenfalls zweifach vergrössert dargestellt. Kotyledonen und einige der Laubblätter waren zu der Zeit abgestorben. An dem Pflänzchen ist die aus der Achsel eines Kotyledo erwachsene Knospe gut zu sehen; sie ist, wie wir hier gleich erwähnen wollen, der Erneuerungstrieb für's nächste Jahr. An dem Wurzelfragment sind einige Haustorialknötchen wahrnehmbar. Die Haustorien waren an Graswurzeln reichlich zu finden. Die 3 mm lange Knospe des Erneuerungstriebes, sowie die Achse des Haupttriebes erschienen intensiv roth gefärbt.

Die Kulturen wurden in einem Erdkasten überwintert. Ende März 1898 begannen die Bartschien zu treiben. Zwei der Kultur entnommene Pflänzchen, die jetzt nahezu einjährig geworden sind, giebt die Fig. 3, Taf. XVI wieder. Den Trieb des 2. Jahres bildet die Knospe, welche bald nach der Keimung in der Achsel des einen Kotyledo zur Anlage kam; die primäre Hauptachse stirbt ab. In günstigen Fällen, wie in *b* der Fig. 3, Taf. XVI, sind ihre Reste noch vorhanden. Der Ersatztrieb bildet sich je nach der Gunst der Ernährungsverhältnisse mehr oder minder kräftig aus. Darnach schwankt auch die Zahl der Blattpaare in weiten Grenzen, 10, 20, selbst 30. Immer werden in der Achsel der untersten Blätter Seitenknospen angelegt, welche die Ersatztriebe für das kommende Jahr sind. Die Zahl der Knospen schwankt nach der Stärke der Individuen. Es kann nur eine entstehen, aber auch zwei, vier und vielleicht mehr.

Eine am Ende der zweiten Vegetationsperiode (12. October 1898) der Kultur entnommene stärkere Pflanze giebt in natürlicher Grösse Fig. 4, Taf. XVI wieder. Am Grunde des hier bereits entblätterten Vegetationstriebes sind vier Erneuerungstriebe angelegt. Normal scheinen diese Knospen immer erst in der nächsten Vegetationsperiode auszuwachsen, nachdem der sie tragende Trieb in seinen oberen Partien abgestorben ist. Geht aber dieser Vegetationstrieb schon innerhalb der Vegetationsperiode in seinen oberen Partien mit den assimilirenden Laubblättern zu Grunde, wie es bei meinen Kulturen einmal durch Raupenfrass, ein andermal infolge starker Verlausung der Fall war, dann treiben ein Paar dieser Knospen schon in der betreffenden Vegetationsperiode zu neuen assimilirenden Trieben aus.

Mit dem Verfolg der Entwickelungsgeschichte bis hierher war der wesentliche Gang, den die erstarkende Pflanze von *Bartschia* nimmt, bereits aufgedeckt. Der unterirdische, rhizomartige

Theil der Pflanze ist ein Sympodium, bestehend aus den basalen Theilen der Erneuerungstriebe, während die oberen Hälften derselben, welche Laubblätter und eventuell die Inflorescenz tragen, jährlich absterben. Um meine Kulturen nicht zu sehr zu decimiren und zu schädigen, wurden ihnen in der Folge keine Pflanzen mehr entnommen[1]). Zur Blüthe gelangt sind dieselben bisher nicht, obwohl sie die vierte Vegetationsperiode hinter sich haben. Die stärkste Pflanze hatte im vergangenen Sommer schon ein Paar Triebe von 24 cm Höhe entwickelt, und ich hoffe, dass sie im kommenden Jahre zur

---

1) Ausser der Kultur, welche ich zum Gegenstande eingehender Besprechung gewählt habe, wurden noch zwei Kulturen mit *Bartschia*, die einen Erfolg gaben, angelegt. Eine derselben wurde am 4. März 1898 in einem Holztrog angesetzt; als Wirth wurde *Phleum pratense* angebaut. In der Folge siedelten sich auch andere Pflanzen an, so *Trifolium pratense*, *Veronica peregrina* etc. Die Keimung der *Bartschia* vollzog sich anfangs April 1899 ziemlich reichlich; am 27. April hatten einige Keimlinge schon das erste Laubblattpaar entwickelt. Bei der Kultur ergab sich, dass eine beständige Controlle nöthig war, um das Ueberwuchern der Wirthspflanzen, insbesondere des mit einer ausserordentlichen Lebensenergie begabten *Trifolium pratense* zu verhindern. Die Wirthspflanzen mussten während der warmen Sommerszeit oft zweimal wöchentlich zurückgeschnitten werden, denn bei einigermassen starkem Lichtentzug sterben die jungen Bartschien ab. Am 14. Juli notirte ich das Vorhandensein ziemlich zahlreicher, kräftiger Pflanzen, deren Trieb bis 8 Laubblätterpaare aufwies. Ende October war dieser Laubtrieb noch vollkommen lebensfähig. Die Kultur wurde in einem Mistbeet überwintert. Am 24. März 1900 beobachtete ich den Austrieb von drei Pflanzen. Im Laufe dieses Jahres entwickelten sich besonders zwei der *Bartschia*-Pflanzen sehr kräftig. — Eine dritte Kultur wurde im Freilande ebenfalls 1898 (26. März) angelegt. Es wurden drei Versuchsfelder von ca. $^1/_3$ qm Fläche mit *Bartschia* besät, aufs erste die Samen von *Köleria gracilis*, aufs dritte diejenigen von *Agrostis alba* var. *alpestris* als Wirthe angebaut, im zweiten Felde hingegen einzelne Büschel von *Nardus stricta* und *Carex* sp. ausgepflanzt. Auf allen diesen Versuchsfeldern gingen im Frühlinge 1899 Bartschien auf, jedoch im Verhältniss zur Aussaat in sehr geringer Zahl. Die als Wirth angesetzten *Nardus*-Pflanzen starben ab. Im allgemeinen war auch hier zu beobachten, dass *Bartschia* nur in den Lücken zwischen den Grasbüscheln fortkam. Im Jahre 1900 wurden bloss auf dem Versuchsfelde III (*Agrostis*) noch drei *Bartschia*-Pflanzen festgestellt. Zwei derselben hatten sich bis zum Herbste besonders kräftig entfaltet und übertrafen die Pflanzen meiner Topfkulturen in der entsprechenden Zeitperiode an Stärke beträchtlich. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich im Freilande die *Bartschia* etwas beschleunigter entwickelt und früher die Blühreife erlangt. Vermuthlich ist auch der für diese Kulturen gewählte Standort relativ zu trocken gewesen, und wird der geringe Erfolg diesem Factor mit zuzuschreiben sein. Den natürlichen Standorten nach dürfte *Bartschia* ein nasser Boden entsprechen; ich habe darum im Herbste 1900 auch *Bartschia* in einem Moorbeete angebaut und erwarte, dass hier die Kultur sich leichter und erfolgreicher gestalten wird, als es bei meinen bisherigen Versuchen der Fall war.

Blüthe gelangt[1]). Immerhin zeigen diese Kulturversuche, dass der Entwicklungsgang der *Bartschia* ein recht langsamer ist — und dass sie in diesem Punkte mit *Lathraea* Aehnlichkeit besitzt, welche Aehnlichkeit mit *Lathraea Clandestina* durch andere Eigenthümlichkeiten, die später Erwähnung finden sollen, noch besonders hervortritt.

(Nachträgliche Einschaltung im Juni 1891: In diesem fünften Vegetationsjahr hat die stärkste Pflanze meiner ältesten Topfkultur an zwei Sprossen Blüthenknospen gezeigt, die jedoch frühzeitig obliterirten. Die im dritten Jahre stehende, kräftige Freilandpflanze hat keinen Blüthenspross getrieben. Man wird ziemlich sicher den Schluss ziehen können, dass gut ernährte Pflanzen im fünften, vielleicht schon im vierten Jahre zur Blüthe gelangen.)

Um die entwickelungsgeschichtlichen Bilder einigermassen zu vervollständigen, liess ich durch meinen Demonstrator einen Ballen eines blühreifen *Bartschia*-Stockes, der am 4. October seinem natürlichen Standorte entnommen wurde, freipräpariren. Dabei kommt das Sprosssystem ziemlich übersichtlich zur Anschauung, während es nahezu als unmöglich bezeichnet werden muss, auch das Wurzelsystem und Haustorien aus dem Wurzelfilz des Grasbodens, in dem der Parasit steckt, einigermaassen intact heraus zu präpariren. Betrachten wir uns das Bild des eben erwähnten *Bartschia*-Individuums, das Fig. 5, Taf. XVI in nicht ganz halber Grösse giebt. Die ältesten Rhizomtheile sind unter einem Gewirre von Wurzeln verborgen. Die ersten Sympodialstücke desselben sind kurz, indem die Erneuerungstriebe nach Bildung weniger Niederblätter zu jener der Laubblätter übergehen, nur die Niederblattregion aber erhalten bleibt. Später, zum Theil wohl abhängig von der grösseren Tiefe im Boden, in welche die Knospen durch die sich bildende und erhöhende Humuslage gerathen, bilden die Erneuerungstriebe längere unterirdische, nur mit häutigen, bald absterbenden und dann braunen Niederblattschuppen bedeckte, rhizomartige Theile, z. B. bei x links in der Figur. Dann kommen dichter gedrängt, in allmählichem Uebergang zu den Laubblättern grössere Niederblätter, bei (kn), die gewissermaassen den Schutz für die Laubknospe übernehmen. Diese Knospenschuppenblätter sind resistenter als die Laubblätter, die am Sprosse x, der geblüht hat (k = Kapseln), bereits abgefallen

1) Selbstverständlich wurde den Kulturen von Jahr zu Jahr mehr Raum gewährt; gegenwärtig stehen dieselben schon in ganz ansehnlichen Kübeln.

sind. Während über der Region der Knospenschuppen (*kn*) der Trieb abstirbt, sind in seiner basalen Region Erneuerungstriebe gebildet. Solche liegen bei x_{I}, x_{II} vor. x_{III} ist auch ein solcher, der sich aber schon in der abgelaufenen Periode als schwächlicher Laubtrieb entwickelt hat. Bei *kn*, zwischen den Knospenschuppen des diesjährigen Laubtriebes sind ebenfalls zurückgebliebene Sprossknospen vorhanden, die aber auf der Abbildung kaum erkannt werden können. Unmittelbar verständlich sind auch die Verhältnisse bei dem Triebe *y*, bei dem der Rest (*r*) des vorjährigen Laubtriebes vorhanden ist, während zwei seiner Seitenäste in der diesjährigen Sommerzeit zur Blüthe gelangt waren, und deren jeder in seiner unteren Hälfte einen oder mehrere Erneuerungstriebe für das nächste Jahr besitzt. Hingewiesen sei noch auf den Trieb des Rhizomastes *z*, bei z_{I}. Wir sehen diesen hier einen ganz ausläuferartigen Charakter annehmen, und offenbar werden Erneuerungstriebe auch häufig zu solchen. Es wurden bis spannelange solche Triebe beobachtet, keiner war indess im ganzen Längsverlauf vorhanden, weil die Ballen in zu begrenztem Umkreis ausgestochen waren. Da aus den Knoten solcher Triebe, wie es bei *x* und *y* ersichtlich ist, reichlich Wurzeln getrieben werden, ist es wohl nahezu gewiss, dass solche Ausläufer eventuell zu selbständigen Pflanzen werden können und uns eine Art vegetativer Vermehrung, deren dieser Parasit fähig ist, verrathen. Dass auch die Wurzeln einer mehrjährigen *Bartschia* recht stark werden können, zeigt unser Bild ebenfalls; die starke Wurzel bei *w* hat einen Durchmesser von gewiss nahezu 2 mm.

Mit diesen Ausführungen über Entwicklungsgang und Aufbau der *Bartschia* stimmen die Angaben, welche ich darüber aus der Literatur kenne, wenig überein. Die ausführlichsten finden sich bei Hovelacque[1]). Es mag sein, dass die Dinge ohne die Erfahrungen der Kultur und der Kenntniss der ersten entwickelungsgeschichtlichen Stadien schwer zu erkennen sind. Einige der Widersprüche sind mir aber auch dann noch unerklärlich, denn die einfache Präparation eines älteren *Bartschia*-Stockes widerlegt sie. Ich citire die betreffende Stelle von p. 403 vollständig: „*Bartschia alpina*. Note sur l'extérieur. Le *B. alpina* présente des tiges souteraines persistantes et des tiges aériennes annuelles.

1) Recherches sur l'appareil végétativ des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées, Paris, G. Masson, 1888.

Les premières figurent une sorte de rhizome ramifié, à axe central ou primaire, d'où partent, au noeud, des rameaux secondaires, lesquels peuvent, à leur tour, donner naissance à des branches de troisième ordre. Les tiges souterraines portent de petites écailles; elles sont horizontales. La tige souterraine se termine, antérieurement, par un bourgeon en plein activité. Ce bourgeon est relativement court; il ne comprend qu'un point de végétation et trois segments.

Les tiges aériennes sont, au contraire, dressées; elles naissent, sur les tiges souterraines, à l'aiselle des écailles et sont des tiges d'un ordre supérieur à celui de la tige souterraine qui les porte. Les cinq ou six premiers entre- noeuds de ces tiges aériennes sont très courts et encore cachés dans le sol; ils présentent, néanmoins, les caractères des tiges aériennes. Celles-ci ont des feuilles normalement développées; dans leur partie supérieure, elles portent des rameaux axillaires qui sont florifères.“ Und p. 411 findet sich als Schlusssatz des Kapitels „Tiges souterraines“ die Bemerkung „Le bourgeon terminal est très court; sa croissance est indéfinie.“

Auch Kerner und Wettstein bringen in ihrer Abhandlung „Die rhizopodoiden Verdauungsorgane thierfangender Pflanzen“[1]), ersterer auch in seinem Pflanzenleben[2]), einige Notizen über *Bartschia*. Ueber die Annahme dieser Forscher, dass *Bartschia* wie *Lathraea* auch dem Thierfange huldige, ist heute eine Discussion wohl schon überflüssig[3]). Eine genauere, den morphologischen Aufbau der Pflanze klar legende Studie liegt auch hier nicht vor, eingehender wird nur der Bau der unterirdischen Ueberwinterungsknospen (d. i. der angelegten Erneuerungstriebe) besprochen. Von diesen Knospen wird von den beiden Autoren p. 12 gesagt, dass sie sich gegen den Herbst zu bilden, eine Angabe, die nicht richtig ist, da ihre Anlage alsbald nach dem Austreiben der Knospe des Erneuerungstriebes zum Laubtrieb stattfindet. Ja bei erstarkten, älteren Pflanzen enthalten die Knospen, die im nächsten Jahre zu einem Laub- und eventuell blühenden Trieb werden sollen, in den Achseln

1) Sitzungsber. der mathematisch-naturwissenschaftl. Classe der kaiserl. Akad. der Wissenschaften, Wien. XCIII. Bd., I. Abth., 1886.

2) Leipzig 1887, Bd. I.

3) Vgl. Aladár Scherffel „Die Drüsen in den Höhlen der Rhizomschuppen von *Lathraea Squamaria* L.“, und den Nachtrag zu dieser Abhandlung in den Mittheilungen des botanischen Instituts zu Graz, Heft 2 (Jena, Gustav Fischer 1888).

der untersten Knospenschuppen schon neue Knospenanlagen, die zumeist als Erneuerungstriebe für das übernächste Jahr bestimmt sind, nur ausnahmsweise schon im folgenden austreiben. In den stärkeren Erneuerungsknospen älterer Pflanzen fand ich im October auch stets schon die Inflorescenz des nächsten Jahres angelegt.

Schlechtweg ist in der Kerner-Wettstein'schen Arbeit auch von „unterirdischen Sprossen“ die Rede, ohne dass darauf hingewiesen würde, dass jeder *Bartschia*-Spross zum Theil perennirend unterirdisch, zum Theil annuell oberirdisch ist. Der betreffende Passus (l. c. p. 12) enthält aber noch eine andere bemerkenswerthe Angabe, weshalb ich ihn hier citire. „Man findet aber auch unterirdische Sprosse, welche in der Nähe der mit gegenständigen weissen Schuppen besetzten Knoten „Wurzelhaare“ entwickeln, die deutlich gegliedert sind und als gewöhnliche Saugzellen fungiren.“ Diese Saugzellen werden noch an anderer Stelle hervorgehoben, wo die dreifache Art der Nahrungsaufnahme der *Bartschia* — wie sie die Verf. ihr zuschrieben — angeführt wird; „welche ihre Nahrung einmal mittelst Saugzellen aus der Erde, dann schmarotzend mittelst Saugwarzen aus angefallenen Wurzeln anderer Pflanzen und drittens auch noch aus gefangenen Thieren entnehmen.“ Ja, Kerner führt wegen dieser Haare *Bartschia* neben *Epipogum, Corallorhiza* an, als Pflanzen „bei denen die Stammgebilde in Saugorgane metamorphosirt, aber nicht in Wurzeln umgewandelt sind“. Letztere Ansicht ist für *Bartschia* entschieden zurückzuweisen; die unterirdischen Sprosstheile der *Bartschia* sind ausschliesslich in den Dienst der Stoffleitung und Stoffspeicherung gestellt. Aber auch dafür, dass die am Rhizom der *Bartschia* vorkommenden mehrzelligen Haare als Saugorgane fungiren sollten, haben meine Untersuchungen gar keinen Anhaltspunkt ergeben. Erstens sind diese mehrzelligen Haare an den unterirdischen, rhizomartigen Sprossabschnitten selten. Sie sind offenbar dieselben Flaumhaare, wie sie am oberirdischen Spross in grosser Zahl gebildet werden. Zweitens erscheint es ausserordentlich unwahrscheinlich, dass, während an den von *Bartschia* reichlich gebildeten Wurzeln die normalen Wurzelhaare gar nicht in Erscheinung treten, ihre Ausbildung ganz aufgelassen erscheint (ich habe gar keines gesehen, sie sind also doch wohl selten), nun das Rhizom mit einem anderen Haartypus die Wurzelfunctionen übernommen haben sollte.

Kurz sei nun folgendes hervorgehoben, was aus unserer vorausgegangenen Darstellung hervorgeht. Die Unterscheidung zwischen unterirdischen und oberirdischen Sprossen bei *Bartschia* ist falsch; jeder Spross ist partiell unterirdisch, nimmt, soweit er dies ist, an der Rhizombildung theil und perennirt, partiell ist er oberirdisch — und dieser Theil nur annuell. Es giebt bei *Bartschia* keine Knospen mit unbegrenztem Wachsthum. Die Folge der Sprossglieder ist unbegrenzt, so lange ein Stock lebt; jedes Jahr kommen Sprosse neuer Ordnung aus dem Reste (oder den Resten) des perennirenden Theiles des vorausgegangenen Sprosses. Der oberirdische, Laubblätter tragende Theil der Sprosse bildet keineswegs immer Blüthen; durch Jahre ist derselbe nur vegetativ. Erst an der älteren, erstarkten Pflanze kommt es bei der Mehrzahl zur Blüthenbildung.

Nach dieser Darlegung des Entwickelungsganges und des morphologischen Aufbaues der *Bartschia alpina* wenden wir uns zur Frage über ihren Parasitismus. In dieser Hinsicht sind meine Untersuchungen zu einem vollkommen abschliessenden Urtheil nicht hinlänglich ausreichend, und die Ansichten, die ich hier äussern werde, können vielleicht durch meine weiter fortgesetzten Beobachtungen und Kulturen später in Nachträgen eine theilweise Correctur erfahren. Die Begründung für diese Lücken liegt wesentlich in der Schwierigkeit der Kultur der *Bartschia* und ihrem langsamen Entwickelungsgang, weiters darin, dass eben zwei Aussaaten der Pflanze, die ohne Beigabe eines Wirthes (1898, 1899) gemacht wurden, um zu sehen, wie weit die Pflanzen ohne Wirth gelangen können, kein Keimungsergebniss zeitigten. Wir haben aber angeführt, dass sich schon die Keimpflanze von *Bartschia* schleunigst mit Haustorien an Wirthswurzeln ansaugt, und die Angaben aller Autoren, die sich genauer mit *Bartschia* beschäftigten, weisen auf das constante Vorhandensein von Haustorien hin. Persönlich bin ich von der durchaus parasitischen Natur der *Bartschia* überzeugt und glaube entschieden, dass die Pflanze dauernd ohne parasitisch erworbenen Nahrungszuschuss nicht zu existiren vermag. Auch das langsame Erstarken der Keimpflanze, wie überhaupt der ganze Entwickelungsgang, scheinen mir dafür zu sprechen. Nicht weniger der völlige Mangel an Wurzelhaaren, den die Wurzeln zeigen. (Nachträgliche Einschaltung im Juni 1901: Eine im Herbste 1900 gemachte Aussaat der *Bartschia* ohne

Wirth ging 1901 auf, und es lässt sich aus dem Verlauf der Kultur entnehmen, was aus *Bartschia* ohne Wirth wird. Aussaat der Samen den 9. October 1900 in einen Topf mit sterilisirter Gartenerde. Die Kultur wird an einem Südfenster des botanischen Institutes gehalten und gehen am 26. März 1901 zwei *Bartschia*-Pflänzchen nebeneinander auf. Den 20. April stehen beide Keimpflanzen in der Entwickelung des zweiten Laubblätterpaares, späterhin überholt die eine Pflanze die andere. Sie leben beide noch heute (7. Juni). Bei beiden sind die Kotyledonen abgestorben, die stärkere zeigt das zehnte Laubblätterpaar in Bildung, die schwächere, vermuthlich von der stärkeren angefallene das achte. Allein, während wir früher erwähnten (vergl. p. 669), dass, bei Kultur der *Bartschia* mit Wirth, schon mit dem Erscheinen des ersten Laubblattpaares die Erneuerungsknospe aus der Achsel eines der Kotyledonen sichtbar wird (Fig. 1, Taf. XVI) unterblieb bei diesen Pflanzen, als Ausdruck ungenügender Ernährung, die Anlage einer Erneuerungsknospe für das folgende Jahr. Die Pflanzen würden also wohl nahezu gewiss im Herbste zu Grunde gehen. Sehr wahrscheinlich ist es aber, dass, wenn diesen hungernden Bartschien jetzt ein Wirth beigegeben würde, sich eine Erneuerungsknospe aus der Achsel eines der tieferen Laubblätter bilden könnte[1]). Zu bemerken bleibt noch, dass die Laubblätter dieser Hungerpflanzen sehr klein sind; das stärkste Blatt erreicht kaum 3 mm Länge und 2 mm Breite. Das Sprösschen der stärkeren Pflanze erreicht 2,2 cm Höhe. Zufällig sind mir fünf Keimpflanzen von *Bartschia* auch in der folgend zu erwähnenden Kultur, wo ein älterer *Bartschia*-Stock freipräparirt und dann wirthslos eingetopft wurde, aus Samen, welche aus den vorhandenen Kapseln ausfielen, aufgegangen. Die Pflanzen, die auch hier keinen Wirth haben, stehen in der Entwickelung des 4. bis 5. Laubblätterpaares (spätere Keimung, weil unter Dach, im Garten kultivirt); keines zeigt die so charakteristische Erneuerungsknospe aus der Achsel eines der Kotyledonen.)

Für die Angabe Regel's, dass ihm die Kultur der *Bartschia* ohne Wirth gelungen sei, lässt sich vielleicht eine Erklärung finden. Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass für Fälle, wie sie Kunze anführt, von der wohlgedeihenden Pflanze, die er in Graz gesehen hat (vergl. p. 667) der Ausschluss vorhandener Wirthswurzeln nicht gesichert ist. Allein es scheint mir auch denkbar, dass man einen

1) Dieses Resultat wurde durch den später durchgeführten Versuch in der That erzielt.

alten *Bartschia*-Stock, so etwa, wie es der in Fig. 5, Taf. XVI freipräparirt dargestellte ist, gänzlich von seinen Wirthen trennt, einsetzt und ihn im kommenden Jahre doch zur Blüthe kommen und scheinbar kräftig vegetiren sieht.

Man muss eben bedenken, dass ein solches Rhizom mit Reservestoffen aller Art vollgepfropft in die winterliche Ruheperiode eintritt, dass in den Erneuerungstrieben die Anlagen der nächstjährigen Triebe schon ziemlich fertiggestellt vorliegen — ja, wie erwähnt wurde — die Blüthen in der Anlage auch schon vorhanden sind. Auf Kosten der Reservestoffe werden sich auch neue Wurzeln entwickeln, und wenn die Pflanze feucht gehalten wird, können sie möglicherweise — trotz ihrer relativen Functionsuntüchtigkeit — doch zur Noth das durch Transpiration verloren gehende Wasser ersetzen. Der Stock verhielte sich also in dem Falle nicht anders als eine auf Kosten ihrer Reservestoffe allein zur Blüthe gelangende Hyacinthe, oder ein abgeschnittener, zur Blüthe gebrachter, im Knospenzustande befindlicher Trieb einer Kirsche. Ein weiteres Jahr aber dürfte die wirthlose *Bartschia* wohl kaum erleben, gewiss aber nicht mehr zur Blüthe gelangen. Für die Richtigkeit dieser Auslegung spricht mir eine entsprechende, mit einer *Pedicularis*-Art gemachte Erfahrung, die ich seiner Zeit ausführlicher mittheilen werde. Ein gleicher Versuch mit *Bartschia* wurde im October 1900 eingeleitet.

Nachträglich sei auch dieser Versuch noch eingeschaltet. Am 3. October 1900 wurden im Hallthal Bartschien mit Ballen ausgehoben und zwei Exemplare in der Weise freipräparirt, wie das in Fig. 5, Taf. XVI dargestellte Stück. Das eine, stärkere Individuum wurde in einen Topf, der mit sterilisirter, gemengter Moor- und Gartenerde gefüllt war, gepflanzt — ohne Zugabe eines Wirthes, das schwächere Exemplar wurde im übrigen gleich behandelt, doch wurde Samen von *Poa nemoralis* dazu angebaut. Bei der ersten, wirthslosen Pflanze erschien am 19. April 1901 in der That ein Trieb. Bis 27. April erzeugte er sieben Blätterpaare, doch blieb der Trieb gestaucht. Er entwickelte sich auch später nicht weiter, hat heute (7. Juni) nur 2 cm Höhe, und die untersten vier Blätterpaare sind bereits im Verdorren. Die zweite Pflanze verräth bis heute kein Leben, obgleich sich die beigesetzte *Poa nemoralis* gut und frühzeitig entwickelt hat.

Ein Austreiben der wirthslos angepflanzten Pflanze fand also auf Kosten der Reservestoffe statt und bei einem kräftigen Stock,

mit reichem Vorrath an Speicherstoffen könnte ja, ohne Zweifel, die Entwickelung weiter gedeihen.

Ueberblickt man aber die Gesammtheit des Angeführten, so dürfte das absolute Bedürfniss der *Bartschia* nach parasitischem Nahrungszuschuss wohl sichergestellt erscheinen.

Bei der langsamen Entwickelung und der schwierigen Kultur der *Bartschia* wird es erklärlich erscheinen, dass ich auch die Frage über ihre Wirthspflanzen keiner eingehenderen Lösung unterzog.

Die Standorte, welche *Bartschia* liebt, haben Kerner und Wettstein (l. c., p. 12) gut charakterisirt. „Feuchter, schwarzer Boden und die Umgebung von Quellen bilden den bevorzugten Standort dieser Pflanze.“ Hier herrschen im allgemeinen Monokotylen, insbesondere Halbgräser vor, und es ist kaum zu bezweifeln, dass diese häufiger als Wirthe dienen als Dikotylen. Krause stellt indessen das Vorkommen der Haustorien von *Bartschia* auf solchen ausdrücklich fest (l. c., p. 18). Wahrscheinlich gilt auch hier das, was für *Euphrasia* durch Versuche eingehender sichergestellt wurde[1]), dass eine strengere Wirthsauswahl nicht stattfindet, dass zur Ernährung sowohl monokotyle als dikotyle Pflanzen geeignet sind. Ein Vorwalten ersterer wird wesentlich nur durch die Standortsverhältnisse bedingt sein. In meiner ältesten Kultur, deren Pflanzen 1901 in die fünfte Vegetationsperiode treten, befinden sich als Wirthspflanzen Gräser und dikotyle Pflanzen nebeneinander. Wohl ist es wahrscheinlich, dass annuelle Pflanzen im allgemeinen für *Bartschia* minder geeignete Wirthe darstellen, wenn schon sicher auch sie parasitisch ausgenützt werden. Freilich muss ein stetiger Ersatz der absterbenden annuellen Wirthspflanzen durch neue stattfinden, wenn der Parasit auf sie allein angewiesen sein sollte.

Die oberirdischen Theile der *Bartschia*-Triebe besitzen reichlich mit Chlorophyll versehene Laubblätter. Die Ausbildung eines wohl entwickelten Assimilationsparenchyms in diesen — die Differenzirung in oberseitiges Pallisaden- und unterseitiges Schwammparenchym — sprechen für eine noch ausgiebig stattfindende Assimilation. Nach den Angaben Hovelacque's (l. c., p. 452) könnte man allerdings meinen, dass ein kleiner Rückschritt in der Ausbildung des Assimi-

1) Die grünen Halbschmarotzer, II, p. 389

lationsgewebes gegenüber jenem der Blätter anderer Rhinanthaceen vorliege. Er sagt nämlich in seiner Beschreibung des Blattbaues, dass in der grundsichtigen Partie der Blattspreite das Diachym undifferenzirt sei, während in der Mitte der Spreite sich die Differenzirung in Pallisaden- und Schwammparenchym finde. Die von mir untersuchten Blätter zeigten diese Differenzirung aber auch in der Basalpartie und der Befund Hovelaque's ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass er zu seinen Schnitten nicht die oberen, voll entwickelten Laubblätter, sondern die tieferen, welche als Uebergangsstufen von den Deckschuppen der Erneuerungstriebe zu den Laubblättern auftreten, genommen haben dürfte.

Die stattfindende Assimilation wurde durch die Sachs'sche Jodprobe zu erweisen versucht, so wie ich es für *Alectorolophus* und *Euphrasia* [1]) gemacht habe. Am 6. Juli entnahm ich auf der Amthor-Spitze sowohl um 7 Uhr früh als Nachmittags 1 Uhr je mehrere Blattpaare von *Bartschia*-Pflanzen. Die Morgens entnommenen Blätter erwiesen sich nahezu als stärkeleer, die Nachmittags 1 Uhr gepflückten waren ziemlich stärkehaltig, zeigten, makroskopisch betrachtet, oberseits einen schwärzlichen Ton, waren aber partiell, auch nach der Jodbehandlung, noch transparent. Dabei ist zu betonen, dass das Wetter mehr kalt, der Himmel wolkig und die Belichtung der Pflanzen eine wechselnde war.

Sowohl dies, wie die anatomischen Bauverhältnisse sprechen dafür, das *Bartschia* noch vollständig assimilationstüchtig ist, und dass auch für sie, sowie für die Mehrzahl der Rhinanthaceen der Parasitismus in erster Linie die Bedürfnisse an rohen Nährstoffen zu decken hat. Da dieser Parasit aber vorwaltend auf den unterirdischen Theilen perennirender Pflanzen seine Haustorien aufsitzen haben dürfte, ist es wahrscheinlich, dass er häufiger Gelegenheit hat, auch plastisches Material in erheblicheren Mengen aufzunehmen.

Wiederholt wurde im Vorausgehenden ausgesprochen, dass *Bartschia* gewisse Beziehungen zu *Lathraea* habe, insbesondere zu *Lathraea Clandestina.* Diese Beziehungen möchte ich im folgenden zusammenfassend darstellen. Die nächste ergiebt sich durch den beiden Gattungen eigenen, langsamen Entwickelungsgang. Wie die *Bartschia*-Pflänzchen allmählich erstarken, wurde hier ausgeführt; wie langsam die Keimlinge von *Lathraea* wachsen,

---

1) Die grünen Halbschmarotzer, II, p. 440.

davon geben meine diesbezüglichen Veröffentlichungen ebenfalls Belege[1]). Mein Ausspruch, dass eine *Lathraea* vor dem zehnten Jahre nicht blühreif werden dürfte, hat inzwischen im wesentlichen eine Bestätigung erfahren, da nach einer Mittheilung von Schiotz[2]) erst 15 Jahre nach der Aussaat blühbare Pflanzen erwuchsen. Es ist selbstredend, dass sich in der Entwickelungsschnelle bei solchen Parasiten, je nach der Gunst der Verhältnisse, ziemlich weitreichende Differenzen ergeben werden. So besitze ich aus meinen Kulturen von *Lathraea Squamaria* eine dreijährige Pflanze, die nur den Hauptspross entwickelt zeigt, der nur 2 cm Länge erreicht, während ein vierjähriges Individuum einen Hauptspross von 10 cm Länge, 2 starke Seitensprosse von 8—9 cm, und an jedem Sprosse mehrere Seitensprosse bis 1 cm Länge aufweist. Trotz des ausserordentlich raschen Entwickelungsganges, den dieses Individuum genommen hat, hätte es doch sicherlich erst in einigen Jahren die Blühreife erlangt. *Lathraea* und *Bartschia* sind ferner diejenigen Rhinanthaceengattungen, die als Individuen eine unbegrenzte Entwickelungsfähigkeit besitzen. Als perennirend gelten unter den Rhinanthaceen ausser diesen beiden nach den Florenwerken auch noch *Pedicularis* und *Tozzia*. Für letztere wird das folgende den Nachweis bringen, dass das einzelne Individuum nur einmal blüht, dass sie diesen Zustand aber erst nach mehreren Jahren erreicht. Die Entwickelungsfähigkeit des Individuums ist hier demnach eine eng begrenzte.

Ueber die *Pedicularis*-Arten ist noch wenig Sicheres bekannt. Wie *Tozzia* verhält sich *P. palustris*, die im zweiten Jahre blühreif wird und dann abstirbt. Vermuthlich verhalten sich noch mehrere Arten ähnlich, wenn sie auch die Blühreife erst nach längerer Zeit erlangen dürften. Sollte es aber auch mehrere perennirende Arten, die wiederholt zur Blüthe gelangen, geben (sicher weiss ich dies für eine Art), und sollten demnach auch einige *Pedicularis*-Arten in ihrer Entwickelungsfähigkeit als Individuen unbegrenzt erscheinen, so fehlen doch die engeren morphologischen Beziehungen zwischen *Pedicularis* und

1) Die Keimung von *Lathraea*. Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft, Jahrg. 1894 und Notiz über die Keimung von *Lathraea Squamaria* L., ebendort, Jahrg. 1898.

2) Om *Lathraea* og Orobanche (Botanisk Tidsskrift, Bd. XX, p. XXVI bis XXVII und p. LIV. Vergl. das Referat in den Beiheften zum Botan. Centralblatt, Bd. VIII, p. 111, 1898.

Lathraea, während solche zwischen *Bartschia* und *Lathraea* bestehen.

Wenn ein *Lathraea*-Stock blühreif geworden ist, so tritt die Aehnlichkeit im Aufbau mit *Bartschia* erst recht hervor. Nun besitzt auch *Lathraea* Sprosse, die sich, zur Reproduction bestimmt, ans Licht erheben, die nach der Blüthe partiell absterben, durch Seitentriebe aber sympodial weitergeführt werden.

Die Unterschiede im Verhalten beider Gattungen sind wesentlich nur durch den Hemiparasitismus einerseits, durch den Holoparasitismus andererseits bedingt. *Bartschia*, die noch assimilationstüchtig und der Assimilation bedürftig ist, bringt schon den ersten Trieb über den Boden, *Lathraea* erscheint erst spät mit ihren partiell oberirdisch functionirenden Sprossen über der Erde. Bei *Bartschia* haben die oberirdischen Triebenden die Aufgabe der Assimilation und Reproduction; bei der jungen Pflanze wird zunächst nur die erstere erfüllt, erst an dem erstarkten Individuum werden die Sprosse zur Erfüllung beider Aufgaben herangezogen. Für *Lathraea* haben die oberirdischen Triebenden nur der Samenerzeugung zu dienen.

Weitere Beziehungen näherer Art weist noch *Lathraea Clandestina* mit *Bartschia* auf. Die unterirdischen Rhizomtheile beider haben deutlich sichtbare Internodien. Bei *Clandestina* sind an älteren Rhizomtheilen die Niederblattschuppen in der Regel nicht erhalten; dies und die gestreckten Internodien geben dem Rhizom ein ganz wesentlich verschiedenes Aussehen gegenüber jenem von *Squamaria*. Nur die jüngeren kleineren Seitentriebe mit noch gestauchten Internodien und die Basaltheile der Inflorescenzsprosse, wo wieder Stauchung der Internodien eintritt, erinnern an letztere.

Sowie ferner *Bartschia* an den Knoten befähigt ist, reichlich Wurzeln zu treiben (vergl. Fig. 5, Taf. XVI), so ist dies auch am Rhizom der *L. Clandestina* der Fall. Von *L. Squamaria* werden an unverletzten Rhizomen nie Wurzeln gebildet[1]); das gesammte Wurzelsystem nimmt aus der Hauptwurzel und deren Nebenwurzeln seinen Ursprung[2]). Beide Pflanzen,

---

1) Vergl. E. Heinricher, Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1893, Bd. XI, p. 5 und die Taf. I.

2) Wie *Squamaria* scheint sich nach den mir vorliegenden Rhizomproben auch *L. Rhodopea* Dingler zu verhalten. Leider gelang es mir trotz aller Bemühungen

Bartschia und *L. Clandestina*, haben in Folge dessen offenbar die Fähigkeit, bei Durchtrennung der Rhizomtheile die einzelnen Theile mit Leichtigkeit weiter zu ernähren und als Pflanzen zu individualisiren.

Alle die angeführten Momente führen mich zu dem Ausspruche: *Bartschia* ist eine morphologisch mit *Lathraea* nächst verwandte Rhinanthaceengattung. Insbesondere ist die Beziehung mit *Lathraea Clandestina* weiterreichend und es ist unschwer, sich letztere von einer *Bartschia* oder einer dieser doch ähnlichen Pflanze abgeleitet vorzustellen.

Die Bildung eines unterirdischen Rhizoms aus partiell unterirdisch verharrenden Sprossstücken ist bei *Bartschia* erreicht. Hand in Hand damit ist die Ausbildung reducirter Blattgebilde an diesen unterirdischen Sprossabschnitten vor sich gegangen. Wir haben uns nur die weitere Rückbildung der eigenen Ernährungsthätigkeit, das Aufgeben des assimilirenden Laubblattes in Consequenz von gesteigerter parasitischer Lebensweise, und die Ausbildung der schuppenartigen Niederblätter in fleischige, denen der *Lathraea* ähnliche, zur Speicherung von Reservestoffen taugliche Gebilde vorzustellen, um aus der *Bartschia* das nähere Ahnenbild einer *Lathraea* zu reconstruiren.

In der Bearbeitung der *Scrophulariaceae* durch Wettstein in den natürlichen Pflanzenfamilien[1]) führt dieser an, dass 30 Arten den Bestand der Gattung *Bartschia* bilden, wovon 6 Arten in Europa und Nordafrika, 24 Arten in Südamerika ihre Heimath haben. Eine Revision dieser Arten erschiene mir eine dankenswerthe Aufgabe und als deren Ergebniss die Auffindung einer *Bartschia*-Art, die noch nähere Beziehungen zu *Lathraea* verriethe, nicht unwahrscheinlich.

B. *Tozzia alpina* L.

Von unmittelbarem Interesse erscheint der an diesem Parasiten zu Tage tretende Dimorphismus der Blattgebilde, die einerseits, soweit die Achse unterirdisch ist und einen rhizomartigen Charakter bewahrt, schuppenartig und chlorophyllfrei, andererseits wohl

---

noch nicht, in Alkohol conservirtes Material der japanischen *Lathraea*-Arten zu erhalten, was mich an der Herausgabe der wiederholt in Aussicht gestellten *Lathraea*-Monographie hindert.

1) l. c., IV. Th., Abth. III b, p. 102.

entwickelt und chlorophyllhältig sind, sobald sie oberirdischen Sprosstheilen entspringen. Zwischen beiden Blattformen sind vermittelnde Uebergangsbildungen stets anzutreffen. Erhöht wird das Interesse noch durch die eigenthümliche Beschaffenheit der Niederblätter, die auf primitive Weise zu einer an die Schuppenblätter von *Lathraea* gemahnenden Höhlenbildung gelangen, deren Bedeutung von Göbel[1]) kürzlich beleuchtet worden ist. Es sei hier auch auf die Abbildungen hingewiesen, die Göbel an besagter Stelle in Fig. 1 und folgend von diesen Niederblättern giebt.

Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen, die über *Tozzia* vorliegen, sind mir nicht bekannt. Hovelacque[2]), der sich mit ihrer Anatomie befasst hat, bedauert in seinem Werke, dass er die Wurzeln von *Tozzia*, mangels eines geeigneten Materials, nicht untersuchen konnte und sagt hierbei „chez une plante aussi intéressante que la *Tozzia alpina*". Ich hoffe, dass die folgenden Mittheilungen diesen Ausspruch H's als vollberechtigt erweisen werden.

Von vornherein musste dem genauer Beobachtenden *Tozzia* als ein biologisches Bindeglied zu *Lathraea* erscheinen. Dass *Lathraea* eine Rhinanthaceae ist, wurde durch eine Reihe schwerwiegender Untersuchungsergebnisse sichergestellt. Allerdings scheint einem beträchtlichen Theil der Systematiker mein diesem Thema besonders gewidmetes Kapitel „Die Stellung der *Lathraea* im System"[3]) entgangen zu sein, denn in neuesten Werken finden wir *Lathraea* noch den Orobancheen beigesellt — ohne dass ein Versuch gemacht worden wäre, gegen die von mir gebrachte Darlegung irgend welchen Gegenbeweis zu führen. Merkwürdigerweise besprach auch Hovelacque *Tozzia* unter den Orobanchées, die er in Lathrées und Orobanches sonderte, trotzdem er die Conclusions bei ersteren[4]) mit folgenden Sätzen beschliesst: „L'appareil végétatif des Lathrées a les plus grandes analogies avec celui des Rhinanthacées; les ressemblances sont poussées jusqu' aux plus

---

1) Morphologische und biologische Bemerkungen, 7. Ueber die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei *Tozzia* und *Lathraea*. Flora, 83. Bd., 1897, p. 444.

2) Recherches sur l'appareil végétativ des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées. Paris, G. Masson, 1888.

3) In „Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten (*Lathraea Clandestina* Lam. und *L. Squamaria* L.). Breslau 1898. J. H. Kern's Verlag. Sonderabdruck aus Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII.

4) l. c., p. 552.

petits détails. Là, où il semble y avoir des différences, celles-ci sont liées au mode de vie et à l'habitat souterrain des Lathrées. Des Pédiculaires on passe aux Lathrées par l'intermédiaire des *Tozzia*". Die Konsequenzen aus diesen Sätzen hat Hovelacque, wie gesagt, aber zu ziehen unterlassen. Die Entwickelungsgeschichte der *Tozzia* versprach also auch in systematischer Beziehung neue Stützpunkte, abgesehen davon, dass auch meine Studien über den Parasitismus der Rhinanthaceen eine wesentliche Ergänzung aus Kulturversuchen mit *Tozzia* erwarten liessen. Ich theile die Ergebnisse dieser Versuche in eine Anzahl von Abschnitten.

1. Frucht und Same.

Tozzia bewohnt im Hallthale nächst Hall in Tirol einen reich von ihr besiedelten Standort, der ziemlich hoch gelegen ist und jährlich im ersten Frühjahr stets wieder vom Lawinenschnee überschüttet wird. Theilweise besiedelt die Pflanze ein mooriges Gehänge, theilweise die grobgerölligen Ufer eines Bachbettes, zu dem jenes Gehänge herabzieht. Die Entwickelung der Pflanze, respective ihrer oberirdischen Triebe vollzieht sich nach dem Zurückweichen des Schnees sehr rasch. Am 4. Juni 1900 z. B. wurde von ihr sozusagen noch nichts wahrgenommen, am 16. Juni war sie an dem genannten moorigen Gehänge schon in voller Blüthe, während am Bachbette, wo der Lawinenschnee vor einigen Tagen erst gewichen war und kleinere Reste desselben noch bemerkbar waren, eben das Hervortreiben der oberirdischen Sprosse stattfand. Am 6. Juli war das Blühen im wesentlichen beendet und die Fruchtreife erreicht. Die oberirdischen Triebe gehen darauf, wie sich das unmittelbar beobachten lässt, rasch zu Grunde; über das Verhalten des Niederblattsprosses soll später berichtet werden.

Die Art der Fruchtbildung der *Tozzia* scheint bisher nicht bekannt gewesen zu sein, und die Angaben darüber sind theils mangelhaft[1]), theils irrige. Wettstein schreibt in seiner Bearbeitung der Scrophulariaceen in den „natürlichen Pflanzenfamilien"[2]) „Kapseln loculicid, mit 1—2 samigen Fächern".

---

1) In Hausmann's „Flora von Tirol", Innsbr. 1852, Bd. II, p. 653, findet sich die Bemerkung „Kapsel durch Fehlschlagen 1 fächerig, 1 samig." Die Mehrzahl der Florenwerke enthält über die Frucht überhaupt keine Andeutung.

2) l. c., IV. Th., Abth. IIIb, p. 100.

Dass diese Angabe unrichtig sein muss, war mir sofort klar, als ich behufs der vorzunehmenden Aufzucht der *Tozzia* nach deren Samen fahnden musste. Die Thatsachen, welche sich dabei ergaben, sind folgende: *Tozzia* bildet keine Kapseln, sondern die Früchtchen fallen grün und vom Kelche, der aus noch vollkommen lebenskräftigen Zellen besteht, umgeben und ohne sich geöffnet zu haben ab. Eine Samenentleerung findet überhaupt nicht statt, sondern die Samen keimen normal innerhalb des Früchtchens. Die Früchtchen sind demnach als Nüsschen zu bezeichnen. Fig. 1 der Taf. XVII zeigt ein solches abgefallenes Früchtchen bei zweifacher Vergrösserung. Die Zähnchen des dem Fruchtknoten eng angeschmiegten Kelches sind gut zu erkennen[1]). Die Ablösung der Früchtchen vom etwa 1 cm langen Stielchen erfolgt knapp unterhalb des Fruchtknotens, wahrscheinlich durch einen vorbereiteten Trennungsstreifen. Genauer wurde dies nicht verfolgt.

In den sich ablösenden Früchtchen haben die Samen ihre Reife noch nicht erreicht; sie sind zu der Zeit noch leicht zerdrückbar, ihr Endosperm ist offenbar noch nicht fertig gestellt. Ein Nachreifungsprocess hat also erst nach Abwurf der Früchtchen einzusetzen. Auf einige anatomische Details über den Aufbau der Frucht, die auf diesen Nachreifungsprocess hinweisen, werde ich später zurückkommen. Sind die Früchtchen längere Zeit im Boden gelegen, so findet man dieselben noch im geschlossenen Zustande, doch die zur Zeit des Abwurfes saftigen Gewebe, der Kelch und die äusseren Zelllagen des Fruchtknotens, sind verschwunden. Uebrig geblieben sind nur die inneren Zellschichten des letzteren, die, eine Hartschicht bildend, bereits zur Zeit des Abwurfes wohl zu unterscheiden sind. Die Fig. 2 der Taf. XVII zeigt ein solches Nüsschen vierfach vergrössert. Ein leichter Druck auf das Früchtchen genügt, um die Schale loculicid in zwei Hälften zu theilen. Dabei tritt meist ein Same hervor, in seltenen Fällen fand ich deren zwei, die dann aber an Grösse etwas zurückblieben. Die in der Fussnote p. 685 angeführte Angabe von Hausmann ist aber, wenigstens was das Fehlschlagen von Samen betrifft, richtig. Die in Fig. 6, Taf. XVI gegebene Abbildung

---

1) Für den Kelch findet sich mehrfach die Angabe, er sei meist vier-, seltener fünfzähnig. Ich fand stets vier Kelchzähne, einmal in Folge deutlicher Verwachsung zweier Blätter nur drei.

eines Querschnittes durch den Fruchtknoten, zur Zeit der Blüthe gemacht, zeigt uns vier noch gleichwerthig aussehende Samenanlagen. Die reifen Samen sind klein und ausserordentlich zierlich. Sie gleichen kleinen Kieselsteinchen; ihre Testa ist rein weiss, nur der runde Nabelfleck ist tief schwarz. Wendet der Same diesen uns zu, so glaubt man einen kleinen Augapfel vor sich zu sehen. Die Fig. 3, Taf. XVII giebt drei Samen zweifach vergrössert wieder. Der untere steckt theilweise noch in der Hartschicht des Nüsschens. — Die Samen sind ein verkleinertes Abbild derjenigen von *Lathraea Clandestina*. Auch bei *Tozzia* besteht die glatte Testa des reifen Samens, so wie bei jener, nur aus der äussersten Endospermzelllage. Während jedoch bei *Clandestina* diese Zellen einen epidermalen Charakter, mit bedeutend verdickter Aussenwand und starker Cuticula, zeigen und wirklich die Schutz-

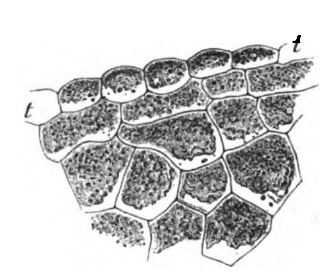


Fig. 1.

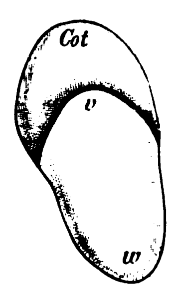


Fig. 2.

function einer Testa zu vollführen geeignet sind, entbehren dieselben bei *Tozzia* jeder Verdickung. Sie sind Speicherzellen, so wie die tiefer liegenden Endospermzellen, nur durch ihre relative Kleinzelligkeit sondern sie sich deutlich von ihnen. Die Fig. 1 des Holzschnittes zeigt ein Stück eines Durchschnittes durch einen reifen Samen mit dieser reducirten Testaschichte (*t*) und einigen Lagen von Endospermzellen bei 240facher Vergrösserung. Der Schnitt wurde von einem in Alkohol conservirten Samen gewonnen; die Zellinhalte erscheinen als etwas contrahirte Ballen. Diese Testa von *Tozzia* ist für Schutzzwecke gar nicht ausgerüstet. Offenbar steht das im Zusammenhange damit, dass den nöthigen Schutz hier die Hartschicht des Nüschens übernimmt, innerhalb welches die Keimung und die erste Entwickelung der Plumuls erfolgt, wie wir beim Verfolge der Keimung alsbald sehen werden.

Die Holzschnittfigur 2 giebt eine Skizze des Embryo auf der Entwickelungsstufe, welche er im reifen Samen erreicht, bei 80facher Vergrösserung. Wie bei allen Rhinanthaceen ist derselbe noch wohl differencirt; Kotyledonen, Stammvegetationspunkt und Wurzel sind ohne weiteres zu unterscheiden. Vergleicht man die Umrissskizze, welche ich vom Embryo der *Lathraea Squamaria* gegeben habe[1]), so sieht man, dass jener von *Tozzia* letzteren an Grösse ziemlich genau um das Doppelte übertrifft. Immerhin hat *Tozzia* unter den grünen Rhinanthaceen den kleinsten Embryo. Vergleicht man die Abbildung, welche ich von dem Embryo der *Euphrasia stricta* (Die grünen Halbschmarotzer, I, Fig. 9, Taf. I) gab, so resultirt, dass jener von *Euphrasia* doppelt so gross als der von *Tozzia* ausgebildet wird[2]). Noch besser und grösser entwickelt sich der Embryo von *Alectorolophus*, dessen Plumula im reifen Samen neben den Kotyledonen auch schon weitere Blätter angelegt zeigt. Auch durch die Reduction in der Ausgestaltung und Grösse des Embryo nähert sich *Tozzia* entschieden *Lathraea*; wie dies in bemerkenswerthester Weise in anderer Hinsicht der Fall ist, bleibt im nachfolgenden zu zeigen.

2. Keimung.

Die beobachteten, eben geschilderten Thatsachen nöthigten, zur Aussaat die eben abgeworfenen Nüsschen zu verwenden. Die Erfahrungen am natürlichen Standorte liessen ferner als wahrscheinlich besonders geeignete Nährpflanzen auf mehrjährige Dikotyledonen schliessen. Daher wurden als Wirthspflanzen gewählt: *Ranunculus lanuginosus, Petasites niveus, Rumex alpinus, Alchemilla vulgaris.*

Zur ersten Kulturreihe wurden am 15. Juni 1898 gesammelte Früchtchen verwendet, deren Anbau am 15. Juli 1898 erfolgte. Von der Zeit der Lese bis zur Aussaat wurden die Früchtchen zwischen Moos feucht gehalten. Angesetzt wurden 9 Topfkulturen, 8 mit Beigabe von Wirthspflanzen, 1 ohne eine solche. In jeder der ersteren wurden an die Rhizome und Wurzeln ca. 100 Frücht-

---

1) Die Keimung von *Lathraea*. Ber. d. D. Botan. Ges., 1894, Taf. XVII, Fig. 15.

2) Man beachte, dass in den citirten Abbildungen der Embryo von *Squamaria* bei 75facher, jener von *Euphrasia stricta* nur bei 45facher Vergrösserung wiedergegeben ist.

chen ausgelegt; in den wirthslosen Topf wurden 60 Früchtchen in verschiedener Tiefe in die Erde gebettet. Dieser Topf war klein, während für die Kulturen mit Wirth, den starken Wirthspflanzen entsprechende, grosse Töpfe gewählt wurden.

Die Ergebnisse dieser ersten Kulturreihe waren folgende:

a) In keinem der Kulturtöpfe erschien ein Keimling über dem Boden, wie dies bei allen anderen Gattungen der grünen, parasitischen Rhinanthaceen der Fall ist. Es reifte in Folge dessen in mir die Ueberzeugung, dass *Tozzia* unterirdisch ihre erste Entwickelung durchmacht, und daher die Keimlinge im Substrate zu suchen seien.

b) Diese Annahme bestätigte sich; jedoch ergab

c) die Kultur ohne Wirth keine Keimung. Gleich bei einer ersten kleinen Revision der Topferde am 12. April 1899 fand ich 16 Nüsschen, in dem Zustande, wie das in Fig. 2, Taf. XVII abgebildete. Ein Druck auf dieselben liess den Samen hervortreten, der sich als ausgezeichnet erhalten erwies. Eine spätere Prüfung dieser Kultur am 5. Juni 1899 hatte das gleiche Ergebniss. Zahlreiche Nüsschen waren zu finden, nur zwei von ihnen waren taub.

d) Nur die Kulturen mit Wirth erbrachten ein positives Keimungsergebniss (einige Kulturen wurden garnicht geprüft, weil ich erkannte, dass die Kulturmethode zum Theil nicht zweckentsprechend war). So wurden bei Untersuchung der einen Kultur, wo *Alchemilla vulgaris* als Wirthspflanze verwendet war, am 3. Juni 1899 fünf Keimlinge gefunden; bei der Revision einer Kultur mit *Rumex alpinus*, am 22. Juni, zwei Keimlinge, von denen der eine lebend, der andere abgestorben war. Die Prüfung einer zweiten Kultur mit *Alchemilla* am 13. Juli ergab wieder zahlreiche Keimlinge, jedoch waren alle abgestorben. Alle gefundenen Keimlinge zeigten ein übereinstimmendes Verhalten und im wesentlichen die gleiche Keimungsstufe. Folgendes war damit festgestellt:

1. Die Keimung der Samen verläuft unterirdisch und erfolgt normal innerhalb der restirenden Hartschicht der Nüsschen. Durch einen Spalt der beiden Klappen wird die Keimwurzel hervorgeschoben, die, sich rasch verzweigend, ein relativ reiches Wurzelsystem bilden kann, dessen Glieder sich mittels zahlreicher Haustorien an Wirthswurzeln befestigen. Die Plumula des Keimlings bleibt durch längere Zeit noch im Nüsschen geborgen.

Ein instructives Bild eines Keimlings auf solcher Entwickelungsstufe giebt Fig. 4 der Taf. XVII bei 2,5facher Vergrösserung. (Es empfiehlt sich die kleineren Bilder mit einer Lupe zu betrachten, wo dann noch manches Detail hervortritt.)

2. Die Hartschicht des Nüsschens bietet, wie leicht einzusehen, einen vortrefflichen Schutz für die Plumula des jungen Keimlings, der diesen Panzer erst abstreift, wenn er ihm zu eng geworden.

3. Schon aus diesen Keimungsergebnissen konnte der wichtige Schluss gezogen werden, dass *Tozzia* nie ihre Kotyledonen über den Boden erhebt und ergrünen lässt, dass sie wenigstens ihre erste Entwickelung vollkommen unterirdisch, als Holoparasit durchmacht, und sich so biologisch am meisten unter den parasitischen Rhinanthaceen *Lathraea* nähert.

4. Die Samen von *Tozzia* bedürfen zu ihrer Keimung eines chemischen Anreizes durch ein geeignetes Nährobject, eine Wirthswurzel. *Tozzia* verhält sich diesbezüglich also so wie *Orobanche* und wie *Lathraea*, für welche der betreffende Nachweis durch Koch[1]) einerseits, andererseits durch mich[2]) erbracht wurde. *Tozzia* ist die einzige unter den grünen parasitischen Rhinanthaceen, die eines solchen Anreizes zur Keimung bedarf; die Samen aller übrigen keimen auch ohne die Anwesenheit eines Wirthes. Die biologische Annäherung an *Lathraea* tritt auch in diesem Momente klar hervor, und reiht sich dem unter 3. hervorgehobenen, partiell holoparasitischen Entwickelungsgange, den *Tozzia* zeigt, gleichsinnig an.

5. Da die Samen normaler Weise innerhalb der Hartschicht des Nüsschens keimen, wird ferner die nicht uninteressante Thatsache klar, dass zur Wirkung des chemischen Reizes nicht directer Contact mit der Wirthswurzel nothwendig ist, sondern dass auch eine Fernwirkung möglich ist, und die Reizung durch die zwischen Same und Wirthswurzel eingeschobene Hartschicht der Nüsschen nicht behindert wird.

Um die Sicherheit der Thatsache, dass die *Tozzia*-Samen ohne die Anwesenheit einer Wirthswurzel nicht keimen, zu erhöhen,

1) „Die Entwickelungsgeschichte der Orobanchen", Heidelberg 1887.

2) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1894, Generalversammlungs-Heft: „Die Keimung von *Lathraea*".

wurden die bei der Revision der wirthlosen Kultur am 5. Juni 1899 gefundenen Früchtchen geöffnet und eine Anzahl Samen aus ihnen isolirt. Eine jüngere Pflanze von *Alchemilla vulgaris* wurde dann ausgetopft, und zwischen den die Begrenzung des Topfrandes bildenden mächtigen Wurzelfilz 12 Samen ausgelegt. Die Seite des Topfes, wo die Samen lagen, wurde am Topfe aussen mit Oelstift markirt. Bei einer am 3. November 1899 vorgenommenen Revision wurden hier in der That zwei Keimlinge gefunden. In der wirthlosen Kultur aber wurde weder zu der Zeit, noch während einer letzten im Sommer 1900 vorgenommenen Prüfung ein Keimling aufgefunden.

Die beiden letzt erwähnten Keimlinge waren beide noch sehr jung, die Plumula steckte noch innerhalb der Testa des Samens, hervorgetreten war die Hauptwurzel, von der schon zwei Nebenwurzeln ausgingen. Die Wurzeln hatten bereits Haustorien und waren besonders bei dem einen ausserordentlich gedrungen. Die Fig. 5*a*, Taf. XVII zeigt den einen der Keimlinge bei 2,08facher Vergrösserung. Bei Behandlung der Keimlinge mit siedendem Alkohol, um sie, als für die Institutssammlung bestimmte Stücke, vor dem Schwarzwerden zu bewahren[1]), rutschte die Plumula aus der Testa und den noch vorhandenen Endospermresten heraus; 5*b* ist die losgelöste Testa mit dem Nabelfleck und dem Loch, durch welches der Keimling hervorbrach. An dem Keimling in 5*a* sind die beiden Kotyledonen deutlich zu unterscheiden. Fig. 6 (Vergr. 4,3) giebt den zweiten dieser Keimlinge wieder; seine gedrungenen, kurzen Wurzeln sind wohl der Ausdruck für die reichen Nährquellen, die er sich gleich mit den ersten Haustorien erschloss.

Der in Fig. 7 abgebildete Keimling (Vergr. 2,6) steckt mit der Plumula noch in der Testa, deren Nabelfleck deutlich erkennbar ist. Er ist etwas älter als die in den Fig. 5 und 6 dargestellten, insbesondere das Wurzelwerk ist schon reicher entwickelt. Man beachte die grosse Aehnlichkeit, welche, abgesehen von dem Grössenunterschied, ein solcher Keimling mit den Keimlingen von *Lathraea Clandestina* auf gleicher Stufe zeigt. („Die Keimung von *Lathraea*." Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1894, Taf. XVII, Fig. 1 u. 2.)

1) Vergl. E. Heinricher: „Ueber das Conserviren von chlorophyllfreien, phanerogamen Parasiten und Saprophyten." Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. IX, 1892, p. 321.

Einen noch etwas älteren Keimling aus den p. 688 besprochenen Kulturen zeigen die Fig. 8*a* und 8*b*, Taf. XVII, 4,3 und 5fach vergrössert. Auch hier steckte die Plumula noch in der Hartschicht des Nüsschens, die jedoch vor der photographischen Aufnahme wegpräparirt wurde. Die zahlreichen Haustorien an den Nebenwurzeln sind leicht erkennbar.

Um die Ergebnisse, die sich auf die Keimung der *Tozzia* beziehen, hier abzuschliessen, sei noch erwähnt, dass in einer zweiten Kulturreihe, die am 22. Juni 1899 angesetzt wurde, schon bei einer am 4. November 1899 vorgenommenen Revision eines der Kulturtöpfe ein Keimling von *Tozzia* gefunden wurde. Es ergiebt sich sonach zu den früheren fünf Sätzen noch folgender:

6. Die Keimung der *Tozzia*-Samen kann schon in dem Jahre der Samenreife erfolgen. Dieses Verhalten wurde von mir auch schon für *Lathraea* nachgewiesen. Bekanntlich keimen die einjährigen, parasitischen Rhinanthaceen: *Euphrasia*, *Alectorolophus*, *Odontites*, *Orthantha* frühestens in dem der Samenreifung folgenden Frühjahre. Für diese annuellen, oberirdisch keimenden, grünen Halbschmarotzer erscheint dies auch ganz zweckmässig. Ein Uebergangsglied bilden in der Hinsicht die *Pedicularis*-Arten. Die Vermuthung, die Volkart[1]) äussert, dass sie sich rücksichtlich der Keimung wie die annuellen parasitischen Rhinanthaceen verhielten, bestätigt sich nicht. Für mehrere Arten habe ich das Vermögen, schon im Jahre der Samenreife zu keimen, festgestellt; die grosse Mehrzahl der Samen keimt allerdings erst im darauffolgenden Frühjahre oder noch später. Im ganzen gilt wohl die Scheidung: Die mehrjährigen parasitischen Rhinanthaceen vermögen schon im Jahre der Reifung zu keimen (ob auch *Bartschia*?), die annuellen keimen erst in dem der Samenreife folgenden Jahre. Eine Ausnahme rücksichtlich der letzteren ist mir bisher nur für die Gattung *Melampyrum* (*M. pratense*) bekannt, wo aber die vorzeitige Keimung (November) durch aussergewöhnliche Verhältnisse hervorgerufen worden sein mag. Dass auch die Samen von *Tozzia* durch mehrere Jahre ihre Keimfähigkeit bewahren können, wie dies durch mich für verschiedene Rhinanthaceen nachgewiesen wurde[2]), ist zweifellos.

1) Untersuchungen über den Parasitismus der *Pedicularis*-Arten. Züricher Dissertation 1899, p. 44.

2) So für *Lathraea* (vergl. „Die Keimung von *Lathraea*", l. c., p. [127]), für *Odontites*, *Euphrasia* (Die grünen Halbschmarotzer, I, p. 117), für *Alectorolophus* (Die grünen Halbschmarotzer, II, p. 414), für *Pedicularis* (noch nicht mitgetheilt) etc.

3. Die Weiter-Entwicklung der *Tozzia* nach der Keimung.

Da in der ersten Kulturreihe die Keimlinge von *Tozzia* in so beträchtlicher Zahl abgestorben vorgefunden wurden, hegte ich wenig Hoffnung, die Versuchsbedingungen so zu treffen, um weitere Entwicklungsstadien der interessanten Pflanze in künstlicher Kultur zu erzielen, oder gar sie bis zur Blühreife zu bringen. Durch die gewonnene Erkenntniss, dass die Pflanze sich zunächst unterirdisch, rein parasitisch ernähren müsse, war es aber nahegelegt, vorerst an den natürlichen Standorten der *Tozzia* nach den weiteren Entwicklungsstadien zu suchen. Gleich der erste Versuch brachte vollen Erfolg und eine Bestätigung der aus dem Verhalten bei der Keimung geforderten, durch längere Zeit andauernden, holoparasitischen Lebensweise. In den verschiedensten Grössen wurden unterirdisch die Entwicklungsstadien der *Tozzia* gefunden. Sie alle zeigten die für *Tozzia* charakteristischen Niederblätter, aber auch nur diese allein. Aus der completen Serie solcher im Freien ausgegrabener Tozzien giebt die Fig. 9, Taf. XVII drei jüngere Entwicklungsstadien, Fig. 14 eines der ältesten in natürlicher Grösse wieder. Zunächst sei auf die, in den jüngeren Stadien (Fig. 9), weitgehende äussere Aehnlichkeit der Tozzien mit jungen Lathraeen hingewiesen. Fig. 10 und Fig. 11 stellen Keimlinge von *Lathraea Squamaria* in natürlicher Grösse dar. Der in Fig. 10 wurde im Freien ausgegraben und dürfte ein Alter von 2—3 Monaten haben; jener in Fig. 11, im ungefähren Alter von 9 Monaten, wurde in künstlicher Kultur gezogen. Es gehört schon einige Vertrautheit mit beiden Objecten dazu, um makroskopisch zu unterscheiden, ob man einen *Tozzia*- oder *Lathraea*-Keimling vor sich hat. Aeltere Stadien allerdings bereiten der Unterscheidung keine Schwierigkeiten.

Die Untersuchung der Stadien, wie sie in Fig. 9 wiedergegeben sind, lehrte, dass schon das zweite Blattpaar, welches die Pflanze bildet, das charakteristische Einschlagen der Blattspreiten zeigt — und dass nur die Kotyledonen dies nicht thun. Die letzteren gleichen in Form und Ausbildung sehr denjenigen von *Lathraea* (vgl. l. c. Fig. 4), bei der, wie ich zeigte, ja auch schon das den Kotyledonen folgende Blattpaar mit der Höhlenbildung beginnt. Drüsen, überhaupt Trichome, kommen den Kotyledonen nicht zu; zwischen den Epidermen zählt man am Querschnitt, geführt in der Mitte des Keimblattes, sechs Lagen grosser Parenchymzellen. Die Keimblätter bleiben bei *Tozzia* lange erhalten, noch

auf Stadien, wie das in Fig. 12 dargestellte, konnte ich sie auffinden: an grösseren wurde nach ihnen nicht gesucht.

Ueber die bisher besprochenen Ergebnisse wurde das Wichtigste schon in einer vorläufigen Mittheilung[1]) bekannt gegeben. Ich sagte dort (p. 246): „Durch Ausgrabung im Freien habe ich eine beträchtliche Zahl verschieden grosser und alter Keimlinge[2]) gewonnen. Das Alter derselben lässt sich ja nur annähernd errathen — aber die Erfahrungen an *Lathraea* einerseits und die an *Bartschia* andererseits stützen die Ansicht, dass die Erstarkung der Keimlinge ausserordentlich langsam erfolge[2]). In der That kann man ja bei solchen im Freien ausgegrabenen Entwicklungsstufen nur Vermuthungen hegen und ich freue mich, dass durch die Ergebnisse eines zweiten Kulturversuches die Altersbestimmung der unterirdischen Entwicklungsstadien eine sicherere Grundlage erhalten hat — und bekenne gleich im vorhinein, dass ich zunächst die Entwicklung von *Tozzia* als langsamer vor sich gehend vermuthet habe, als es in Wirklichkeit der Fall ist.

Eben die Unsicherheit in der Altersbestimmung der gesehenen Entwicklungsstadien, der zufolge ich z. B. von der Pflanze in Fig. 14, Taf. XVII nicht sagen konnte, ob sie einjährig, oder schon zwei-, vier- oder mehrjährig sei, liessen mich noch eine Kulturreihe mit *Tozzia* versuchen. Rücksichtlich der Wirthspflanzen blieb ich bei denjenigen, die ich für die erste Kulturreihe verwendet hatte. Die durch den ersten Kulturversuch gewonnene Erfahrung führte zu einiger Modification beim Anbau der Früchtchen. Die alten Stöcke von Wirthspflanzen, die in jener verwendet wurden, producirten im Innern nur einige starke Wurzeln und diese drängten alle nach der Peripherie, dort sich massenhaft verzweigend und einen mächtigen Wurzelfilz bildend. So fehlte den um die Stöcke ausgelegten Früchtchen meist der Contact mit Nährwurzeln; ich strebte nun in der zweiten Kultur von der Wurzelbildung innerhalb der Topfumrandung Nutzen zu ziehen. Dadurch, dass ich in den für die Kultur bestimmten Töpfen innen zunächst einen Lehmring von 2—3 mm Tiefe anbrachte, diesem dann *Tozzia*-Früchtchen schwach einpresste, dann erst die Wirthspflanze mit der nöthigen

1) „Zur Entwickelungsgeschichte einiger grüner Halbschmarotzer." Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1899, Bd. XVII, Generalversammlungs-Heft II.

2) Man sieht, dass ich — nicht ganz zweckentsprechend und logisch richtig — offenbar nur des kürzeren Ausdruckes wegen, alle Entwickelungsstadien der *Tozzia*, in denen sie noch rein unterirdisch lebt, als „Keimlinge" bezeichnet habe.

Menge Erde zugab, hatte ich einmal den Ort fixirt, wo ich nach Keimlingen zu suchen hatte, zweitens die Gewähr, dass ein grosser Theil der Früchtchen mit den an die Peripherie wachsenden, kräftigen Wurzeln der Wirthspflanzen in Contact gerathen müsse.

Die acht Kulturtöpfe wurden am 22. Juni 1899 mit frisch gesammelten Früchtchen der *Tozzia* beschickt. In vier Töpfen wurden jüngere Stöcke von 1. *Ranunculus lanuginosus* (No. I), 2. *Alchemilla vulgaris* (2 Töpfe) (No. II und III), 3. von *Rumex alpinus* (No. IV) ausgepflanzt, in 4 Töpfen gleichzeitig Samen von *Petasites niveus* (2 Töpfe) (No. V und VI) und von *Ranunculus lanuginosus* (No. VII und VIII) angebaut. Die Kulturen standen in der guten Jahreszeit im Freilande, wobei die Töpfe, um die Gefahr einer zu grossen Austrocknung der Erde zu vermindern, im Boden versenkt wurden; über Winter kamen sie in einen Erdkasten. Untersucht wurden im Laufe des Jahres 1900 die Töpfe I, III, IV und VII, davon nur IV ohne Erfolg. *Rumex alpinus* schien die Topfkultur wenig zu behagen; die Pflanze zeigte zur Zeit der Untersuchung nur vier lebende Laubblätter, auch das Wurzelwerk war spärlich und schlecht entwickelt. Die Töpfe II, V, VI und VIII wurden unberührt belassen, um aus ihnen eventuell weitere Entwicklungsstadien im Jahre 1901 zu gewinnen, während die Kulturen in I, III, IV und VII, nach deren Durchsuchung, scartirt wurden. Das beste Ergebniss lieferte die Kultur im Topfe I und ich kann mich nahezu auf die Besprechung dieser beschränken.

Eine erste flüchtige Revision am 4. November 1899 lieferte das schon besprochene Ergebniss, dass die Samen von *Tozzia* schon im Jahre ihrer Reifung keimen können.

Die zweite, gründliche Revision der Kultur wurde am 14. Juli 1900 vorgenommen. Die Wirthspflanze hatte mit kräftigen Wurzeln den Lehmring durchwachsen. Es fanden sich hier reichlich Keimlinge, die, wie bei der ersten Kulturreihe im Vorjahre, mit der Plumula noch im Nüsschen steckten, ferner taube Früchtchen, aber auch andere, die einen wohl erhaltenen, noch ungekeimten Samen enthielten. Es fanden sich aber auch acht lebende, ältere Entwickelungsstadien der *Tozzia* vor, die ganz den im Freien ausgegrabenen entsprachen; die meisten waren schon weiter entwickelt als das unterste, in Fig. 9 dargestellte Pflänzchen. Zu den grössten gehörten die in den Figuren 12 und 13 in natürlicher Grösse

wiedergegebenen Individuen. Etwa sechs Pflanzen ähnlicher Entwickelungsstufe wurden abgestorben vorgefunden.

Dieses Kulturergebniss hat mich zum Theil überrascht; ich hatte nicht gedacht, dass der Keimling so rasch zu wachsen vermöchte, und war dazu durch die bei *Lathraea* gewonnenen Erfahrungen geleitet worden. Das Alter der in Fig. 12 dargestellten Pflanze ist approximativ sichergestellt. Bei allen vorgeschritteneren Entwickelungsstadien haben wir es offenbar mit im Herbste 1899 gekeimten Pflanzen zu thun, deren Keimung in den August, September oder October verlegt werden kann; die in Fig. 12 abgebildete Pflanze hat also ungefähr das Alter von 10—12 Monaten. Der Vergleich von Entwickelungsstadien, wie sie die Figuren 12 und 13 zeigen, mit dem basalen, rhizomartigen Theil schwächerer, bereits zur Blüthe gelangender Individuen im Freien, wie sie in Fig. 15, Taf. XVII und Fig. 16, bei etwa halber Grösse (5 : 9) dargestellt sind, lässt mit Sicherheit schliessen, dass jene in der nächsten Vegetationsperiode zur Blüthe zu gelangen vermöchten. *Tozzia* wird also jedenfalls häufig im 3. Jahre nach der Keimung blühreif.

Die in Fig. 13 dargestellten Keimlinge sind wegen ihrer pathologischen Gestaltung aufgenommen — und es sei kurz auf sie hinzuweisen gestattet. An den Topfrand gepresst verkümmerten an der Topfseite ganze Orthostichen der normal streng decussirt stehenden Niederblätter; d. h. sie verkümmerten offenbar in der ersten Anlage unter den herrschenden Druckverhältnissen, denn als die Pflanzen der Kultur entnommen wurden, fehlten einfach die betreffenden Geradzeilen von Schuppenblättern. Bei der in Fig. 13, Taf. XVII dargestellten unteren Pflanze sind nur zwei Blattzeilen vorhanden, zwei sind obliterirt; die Pflanze machte den Eindruck einer diagonal halbirten, normalen *Tozzia* einer entsprechenden Entwickelungsstufe. Bei der oberen sind zwar drei Geradzeilen von Schuppenblättern vorhanden, aber die eine, die man links hervortreten sieht, besteht aus schwächer entwickelten Blättern und die ganze Orthostiche erscheint nach vorn verschoben.

Der Topf II (vergl. p. 694) lieferte nur abgestorbene, erste Keimungsstadien, der Topf VII ebenfalls nur solche Keimungsstadien, aber noch lebend. Die Verschiedenheit der Resultate in den einzelnen Töpfen, das häufige Vorfinden abgestorbener Pflanzen, ist in erster Linie, glaube ich, von den Feuchtigkeitsverhältnissen abhängig. Eine constante, ziemlich weitgehende Durchfeuchtung

des Substrates halte ich für *Tozzia* — bei Beachtung der Standortsverhältnisse — für sehr nothwendig. Zu grosse Trockenheit während der Herbstperiode, nach der Aussaat, wird das Nichtkeimen im Herbste zur Folge haben. Eine zu starke Austrocknung der Erde nach der Keimung wird ein rasches Zugrundegehen der jungen Pflänzchen bewirken. Da ich die Kulturen dem Gartenpersonal überlassen musste und eine ständige Controlle zu zeitraubend war, bin ich vorläufig mit den Resultaten zufrieden, welche die 2. Kulturreihe bisher ergab. Ob die belassenen vier Topfkulturen noch weitere positive Ergebnisse fördern werden, ob ich gar eine blühende *Tozzia* als Topfpflanze erziele, darüber denke ich aus den angedeuteten Momenten noch sehr skeptisch. Doch soviel haben die Versuche gelehrt, dass die Anzucht der *Tozzia* keine unüberwindlichen Schwierigkeiten bietet. Insbesondere im Freiland stelle ich mir die Aufzucht relativ leicht vor und ist ein diesbezüglicher Versuch schon eingeleitet; in dem Moorbeet, das ich mit bestem Erfolg zur Kultur der *Pedicularis palustris* angelegt habe, wurde heuer *Tozzia* reichlich angebaut — und hier, wo für constante Feuchtigkeit gesorgt ist, hoffe ich auch blühende Tozzien zu erzielen.

Zur Keimung wurde *Tozzia* in der ersten Kulturreihe auf *Alchemilla vulgaris* und *Rumex alpinus*, in der zweiten auf *Alchemilla vulgaris*, *Ranunculus lanuginosus* und in einem Falle unbestimmt, entweder auf einer *Graminee* oder *Medicago lupulina* gebracht (in Topf VII der 2. Kulturreihe hatten sich diese an Stelle des angebauten *Ranunculus lanuginosus* entwickelt).

Zur Frage nach den Wirthspflanzen bringen meine Versuche also nur einen minimalen Beitrag. Im übrigen scheinen die Andeutungen, die ich im 2. Theil meiner Parasiten-Studien p. 450 gegeben habe, zuzutreffen. „Ausdauernde, nahrungsreiche, kräftige Pflanzen“ scheinen besonders geeignet, *Tozzia* als Wirthe zu dienen, und in erster Linie dürften dikotyle Stauden ihre Wirthe sein. Eine besondere Wirthsauswahl halte ich, soweit sie nicht durch die Standortsbedingungen der *Tozzia* vermittelt wird, für nicht existirend. Ich bin überzeugt, dass auch die Monokotylen häufig in Contribution gezogen werden und eventuell die ganze Ernährung übernehmen könnten. Sicher werden auch annuelle Pflanzen angefallen und können zur Ernährung des Parasiten beisteuern, aber zur Deckung aller Bedürfnisse der *Tozzia* würden die annuellen allein, wie aus dem Dargelegten unmittelbar einleuchtet, nicht genügen.

4. Lebensdauer der *Tozzia*.

In den Florenwerken ist *Tozzia* überall als perennirende Pflanze angegeben; mehrjährig ist auch, wie wir sahen, der Entwickelungsgang der Pflanze bis zur Erreichung der Blühreife. Aber die Frage, ob das *Tozzia*-Individuum auch wiederholt blüht, wie die Lathraeen, oder nur einmal, ist bisher nicht entschieden worden. Freilich, der gewöhnliche Gebrauch des Wortes perennirend würde für die erstere Annahme sprechen. Bischoff[1]) erklärt: „*Planta perennis*, eine ausdauernde oder perennirende Pflanze, eine Pflanze mit krautigem Stamm, der gewöhnlich im Herbste, soweit er sich über dem Boden befindet, abstirbt, während der unter dem Boden versenkte Theil der Pflanze am Leben bleibt und alljährlich neue Triebe über den Boden schickt.“ In diesem Sinne perennirend, scheint es, wurde auch *Tozzia* allgemein aufgefasst[2]), und meine Meinung war vorerst ebenfalls die gleiche.

Im Laufe der Beschäftigung mit der Pflanze kamen mir aber Bedenken. Vor allem fiel mir die Thatsache auf, dass ich bei allen untersuchten Individuen der *Tozzia*, die von verschiedenster Stärke waren, nie einen verzweigten Rhizomtheil sah; dieser war vielmehr stets einachsig und setzte sich unmittelbar in den Laubtrieb fort. Ich verweise diesbezüglich auf die Fig. 15, 16 und 17, Taf. XVII, von denen Fig. 15 den basalen Theil einer blühenden, schwächeren Pflanze, Fig. 16 eine etwas kräftigere Pflanze während des Austriebes des oberirdischen Sprosses, Fig. 17 eine sehr kräftige Pflanze auf ebensolcher Entwickelungsstufe zur Anschauung bringen. Alle Bilder sind den Objecten gegenüber im Verhältniss 5 : 9 verkleinert. Man hätte erwarten sollen, dass Erneuerungstriebe abermals mit Niederblättern begännen, um später mit Laubblättern einzusetzen, wie dies bei *Bartschia* mehr minder ausgeprägt der Fall ist. Indess, es war ja auch möglich, dass ein als Knospe in der Achsel der Schuppenblätter vorhandener Spross unmittelbar einen Laubtrieb für's zweite Blüthejahr producirte — kurz und gut, die Sache erforderte einen genaueren Verfolg.

Für ein nur einmaliges Blühen der *Tozzia*-Pflanzen sprachen auch wiederholt im Garten gemachte Versuche, im Ballen sammt

1) Wörterbuch der beschreibenden Botanik. Stuttgart 1857.

2) Göbel, l. c., p. 452, sagt: „*Tozzia* entbehrt der Laubblätter nur zeitweise“, was in jedem Falle richtig ist — aber auch nicht entscheidet, ob sie den Laubtrieb einmal oder wiederholt bildet.

Wirthspflanzen blühend eingebrachte Tozzien zu kultiviren. Nie war im folgenden Jahre von einer *Tozzia* oberirdisch eine Spur zu entdecken„ und suchte man im Boden nach, so fanden sich höchstens faulige Reste des rhizomartigen Theiles vor. Als einen Beweis für nur einmaliges Blühen wollte ich dies Ergebniss jedoch nicht ansehen, denn ebensogut hätten ja nicht zusagende Verhältnisse das Eingehen der Pflanzen verschuldet haben können. Erst der genaue Verfolg des Verhaltens im vergangenen Sommer brachte Sicherheit: Das einzelne *Tozzia*-Individuum blüht in der That nur einmal und stirbt dann ab; diesen blühreifen Zustand erlangt es aber, wie wir schon sahen, erst nach mehrjähriger Vegetation.

Der Beweis für dieses Verhalten lässt sich in folgende Punkte zusammenfassen:

1. So lange sich die Tozzien auf ihren holoparasitischen, unterirdisch zu durchlaufenden Entwickelungsstadien befinden, sind die Niederblätter mit Reservestoffen vollgepfropft, zu denen vor allem die Stärke gehört, vielleicht auch die Eiweisskrystalle, die in grosser Menge in ihren Zellkernen aufgestapelt sind.

2. An Individuen, die am 5. Juli am natürlichen Standorte geholt worden waren, die in der Hauptsache verblüht und zum Theil in die Fruchtreife eingetreten waren, erwiesen sich die Rhizomschuppen als sehr inhaltsarm; an einem Querschnitte enthielten nur 2—3 Zellen etwas Stärke. Ebenso war ein durch die Rhizomachse gemachter Querschnitt so gut wie stärkeleer, und dieselbe Inhaltsarmuth herrschte im oberirdischen Hauptspross, von dem ein Querschnitt, eine Spanne hoch über dem Rhizomtheil, angefertigt wurde.

Die Entleerung der Rhizomschuppen nach dem Blühen, für sich betrachtet, konnte nicht als ein Beweis angesehen werden, sie musste vielmehr zur Blüthezeit normal erscheinen. Jedoch müsste bei einem Perenniren des Rhizoms im Spätherbst eine neuerliche Füllung der als Reservestoffbehälter fungirenden Niederblätter eintreten.

3. Um dies festzustellen, wurden am natürlichen Standorte der Pflanze im Sommer durch Stäbchen markirte Stöcke, die geblüht hatten, am 3. October 1900 ausgegraben. Es wurde schon früher erwähnt, dass die oberirdischen Triebe nach dem Blühen sehr rasch absterben. In allen Ballen, die nun untersucht wurden, fanden sich die verwesten Reste der basalen Partien der ober-

irdischen Stengel; aber auch die Schuppen der Rhizomsprosse waren schwarz und missfarbig in beginnender Zersetzung. Nur in einem Falle wurde ein einzelnes Schuppenblatt noch beinahe ganz weiss, also noch aus lebenden Zellen bestehend, angetroffen. Die Befunde im Freien bestätigen so diejenigen, welche bei der versuchten Kultur im Ballen ausgegrabener *Tozzia*-Stöcke gewonnen wurden. Es ist sonach vollkommen sicher, dass jedes *Tozzia*-Individuum nur einmal blüht.

Zum Theil unerklärt ist die sehr verschiedene Stärke, welche die einzelnen *Tozzia*-Pflanzen, die zur Blüthe gelangen, aufweisen. Fig. 15, Taf. XVII zeigt den basalen Theil eines schwächeren, blühenden Exemplars; hier sieht man Seitensprosse nur aus den Achseln der Blätter des oberirdischen Laubtriebes hervorkommen. Die in Fig. 16 gegebene Pflanze dürfte sich zur Blüthezeit ähnlich verhalten haben. Die Pflanze wurde zur Zeit des Austreibens des Laubtriebes dem Standorte entnommen und photographirt. Man sieht an den Laubblättern noch wesentlich die Knospenlage, in der die Seiten der Lamina nach rückwärts eingeschlagen sind, so wie es bei den Niederblättern dauernd der Fall ist. Im entfalteten Zustande sind die Blattränder nur in der oberen Hälfte nach rückwärts noch etwas eingerollt. An Fig. 17 lässt sich dies beobachten. Die durch diese Figur wiedergegebene Pflanze ist um geringes in der Entwickelung jener in Fig. 16 voraus. Nur haben wir es da mit einem viel kräftigeren Exemplar zu thun, das schon auf dieser Entwickelungsstufe viele Seitensprosse erkennen lässt. Hier beschränken sich die Seitensprosse nicht auf den Hauptspross, soweit er als Laubspross über den Boden tritt, sondern auch die Niederblätter entsenden in der oberen Hälfte der Orthostichen vielfach Seitenachsen. Alle diese Zweige werden zu Laubsprossen, beginnen in der Regel mit Uebergangsbildungen zwischen Niederblättern und Laubblättern, um endlich bei der letzteren Form zu verharren[1]). Das eben besprochene Individuum fällt gegenüber

1) Recht bemerkenswerth ist es, dass bei *Tozzia*, sowohl am Hauptspross, in der Region, in welcher er zum Laubtriebe auswächst, als auch an den basalen Partien seiner Seitenachsen, die Quirlstellung der Blätter stets verlassen wird; die zu einem Paar gehörigen Blätter erscheinen dann um mehrere Millimeter, ja öfters um 1 cm und darüber auseinandergerückt. Erst höher oben, wo die Blüthenbildung beginnt, kehrt die paarweise Stellung der Blätter und ausgeprägte Decussation, wie sie im Rhizomtheil herrscht, wieder. Wie ich meine, sind diese Verschiebungen ein Ausdruck der Schnelligkeit, mit welcher der Laubtrieb entwickelt und entfaltet wird;

jenen in Fig. 15 und 16 durch seine Stärke beträchtlich auf. Man findet aber noch viel stärkere Exemplare; vor mir steht eine zur Blüthezeit in Alkohol conservirte Riesen-*Tozzia*, von deren photographischer Reproduction ich Abstand genommen habe, weil das Gewirre von Seitensprossen kein gutes Bild geliefert hätte. Den mächtigen Laubtrieb umgiebt ein Wald von Seitensprossen; es sind ihrer mehr als 20, die alle aus den Achseln der Niederblätter entwickelte Laubsprosse sind. Der Laubtrieb der Hauptachse trägt Seitensprosse zweiter Ordnung, die erst ihrerseits Blüthentrauben entwickeln. Wie schon Fig. 17 ahnen lässt, ist bei dieser Riesenpflanze auch der Rhizomtheil in entsprechend gewaltigen Dimensionen ausgebildet.

Ich komme nun auf die früher gestellte Frage zurück, wie diese so weit reichenden Grössenunterschiede der blühenden *Tozzia*-Pflanzen zu erklären sind. Die Frage mag für den ersten Moment absurd erscheinen. Sicherlich sind die Ernährungsbedingungen hierfür in erster Linie maassgebend, dieselben Differenzen und grössere finden wir ja auch zwischen Nanisten und Riesen anderer sich selbstständig ernährender Pflanzen; gute Wirthe, das Vorfinden zahlreicher, kräftiger Wirthswurzeln, welche schon der keimenden *Tozzia* begegnen und sofort parasitisch ausgenutzt werden können, werden ihr Wachsthum ebenso beschleunigen und in den Dimensionen fördern, als entgegengesetzte Verhältnisse es zu hemmen im Stande sind. Allein dennoch scheinen mir vielleicht noch andere Umstände dabei mitzuwirken. Sind die zur Ausbildung des Laubtriebes gelangenden schwachen Exemplare und die mächtigen auch stets gleichalterig? Kann nicht der Grössenunterschied vielleicht auch zum Theil auf Altersunterschied beruhen? Ich weiss keine entscheidende Antwort auf diese Fragen, nur zwei Möglichkeiten, die das spätere oder frühere Erscheinen des Laubtriebes vielleicht ursächlich veranlassen könnten, möchte ich erwähnen. Die eine, ob nicht die Bodentiefe, in welcher das *Tozzia*-Samenkorn keimt, vielleicht auch über das frühere oder spätere Zur-Blüthe-Kommen entscheidet, in der Weise, dass bei tiefer vor sich gehender Entwickelung die Blüthe länger hinausgeschoben wird, die Pflanze längere Zeit ihre rein parasitische,

kleine Differenzen in der Höhe, in welcher die zu einem Paare gehörigen Blätter angelegt wurden (die ebenfalls schon eine Folge des raschen Wachsthums sind), führen durch das ausserordentlich beschleunigte Wachsen und die intensiv einsetzende Zellstreckung zu so weitem Auseinanderrücken der Blätter.

unterirdische Lebensphase bewahrt[1]). Nehmen wir an, zwei Individuen von der Stärke des in Fig. 12, Taf. XVII dargestellten Stadiums befänden sich in verschiedener Bodentiefe, das eine 2 cm, das andere 10 cm. Das Durchbrechen des Laubtriebes würde sich für ersteres Individuum in der nächsten Vegetationsperiode schon leicht gestalten, für letzteres viel schwerer; es verharrt also noch unterirdisch, stärkt und kräftigt sich weiter, bis auch für dasselbe die Kräfte ausreichen, um sich den Weg zum Lichte zu bahnen.

Die andere Möglichkeit ist die, dass auch das Licht vielleicht einen bestimmenden Einfluss auf die Ausbildung des Laubtriebes zu üben vermag.

Zu dieser Annahme drängt mich die Beobachtung, dass vereinzelt noch sehr kleine Individuen schon zur Bildung des Laubtriebes schreiten. So ist in Fig. 18, unvergrössert, ein am natürlichen Standorte gefundenes Exemplar wiedergegeben, das im Austrieb des Laubsprosses begriffen war. Sowohl der Rhizomtheil als der angelegte Laubspross sind sehr schwach, wenn man beachtet, dass Stadien, wie eines Fig. 14 in natürlicher Grösse weist, erst in der nächsten Vegetationsperiode den Laubtrieb gebildet hätten. Darum denke ich, dass bei mangelnder Bedeckung durch Erde oder Humus eine sich entwickelnde *Tozzia* vermuthlich durch das Licht angeregt wird, früher den Laubtrieb zu bilden als es sonst der Fall gewesen wäre. Im allgemeinen sitzen, nach den Beobachtungen im Freien, die Tozzien während ihrer holoparasitischen Entwickelungsstadien nicht besonders tief in der Erde. Die Schwankungen sind aber immerhin ziemlich beträchtliche; hier deckt nur eine leichte Humusschicht, aus den Resten der vorjährigen Vegetation gebildet, die Keimlinge, dort haben Regengüsse Sand, Geröll und Humus in mächtigen Schichten über den-

1) Für *Lathraea Squamaria* liegen Beweise vor, dass sie bei zu grosser Tiefe jahrelang einen Ort bewohnen kann, ohne oberirdisch zu erscheinen. In der „Carinthia II" (No. 6, 1895, Klagenfurt) berichtet Sabidussi, dass im dortigen botanischen Garten bei Reparatur eines Ziehbrunnens Rhizommassen der *Squamaria* im Gewicht von $2^1/_2$ kg neben dem Wurzelgeflecht einer Silberpappel gefunden wurden, zum Theil in einer Schachttiefe von $2^1/_2$ m. Auch mehrere Jahre vorher schon wurden aus dem gleichen Brunnen Bruchstücke des Rhizoms der *Squamaria* emporgefördert, ohne dass die Pflanze je hier oberirdisch zu Tage getreten wäre. Da *Lathraea* auch kleistogame Blüthen erzeugt und unterirdisch Samen zu bilden vermag (vergl. Heinricher, Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1893, p. 16), so ist für sie auch bei solcher Lebensweise für Vermehrung gesorgt.

selben zusammengetragen, und steigern sich diese Umstände, so kann die junge *Tozzia*-Pflanze auch ganz beträchtlich tief gebettet sein. Ebenso können ursprünglich bedeckte Pflanzen durch die Wirkung rieselnden Wassers blossgelegt werden, so dass das Licht Zutritt findet. Freilich ist eine solche Wirkung des Lichtes, oder der relativ tiefen Bettung der jungen *Tozzia*-Pflanze in der Erde auf die frühere oder spätere Ausbildung des Laubtriebes vorläufig nur mehr minder wahrscheinlich, den Beweis kann auch hier nur die Kultur oder das Experiment erbringen. Dass mir dies zu leisten bisher nicht möglich war, wird einleuchten.

Ohne Schwierigkeit lässt sich durch unmittelbare Beobachtung feststellen, dass der *Tozzia*-Spross, solange er parasitisch unterirdisch lebt, für die Schwerkraft so gut wie unempfindlich ist, dass er aber sehr ausgeprägt negativen Geotropismus äussert, sobald er zur Bildung des Laubsprosses schreitet. Der rhizomartige Theil wächst in beliebiger Richtung im Boden, bald mit dem Scheitel aufwärts, bald mit demselben seitlich, bald mit demselben direct abwärts gewendet, oder alle möglichen intermediären Richtungen einschlagend. Der angelegte Laubspross hingegen sucht sich alsbald negativ geotropisch nach aufwärts, zum Lichte zu wenden. Die Abbildungen in den Figuren 15, 16 und 17 weisen deutlich auf die besprochenen Verhältnisse. In Fig. 15 sehen wir den Laubtrieb in gerader Richtung den rhizomartigen Theil fortsetzen; schon während des unterirdischen, rein parasitischen Stadiums hatte die Pflanze offenbar den Sprossgipfel nach oben gewendet. Bei der Pflanze in Fig. 16 war während der unterirdisch durchlaufenen Entwickelung der rhizomartige Theil mehr oder minder wagrecht gewachsen — der entstehende Laubtrieb hat durch einfache Krümmung die ihm zukommende orthotrope Lage erreicht. Bei der Pflanze in Fig. 16 war, wie man unschwer erkennt, der Vegetationspunkt während des unterirdischen Stadiums nach abwärts, oder schief abwärts gewendet; die geotropischen Krümmungen, welche der zum Laubtriebe übergegangene Hauptspross und seine Seitensprosse erfahren haben, sind gut zu verfolgen.

5. In welchem Verhältniss der Leistung stehen bei *Tozzia* Parasitismus und eigene assimilatorische Thätigkeit?

In dem zweiten Heft der Studien über den Parasitismus der grünen Halbschmarotzer habe ich auf Grund der Kulturversuche

den Ausspruch gethan: „Der Schwerpunkt des Parasitismus der grünen Halbschmarotzer liegt darin, dass die rohen Nährstoffe durch Einbruch in die Wurzeln der Wirthspflanzen gewonnen werden". In seiner interessanten Arbeit: „Der Sinn der Mycorhizenbildung" schliesst sich Stahl[1]) dieser Ansicht vollkommen an, ja er citirt einen Vortrag[2]), in dem er einem ähnlichen Gesichtspunkt schon früher Ausdruck gegeben hat. An eben genannter Stelle sagte ich aber weiter: „Der Einbruch in die Wirthswurzeln liefert zum Theil auch plastisches Material. Das Eindringen in an Reservestoffen reiche Organe kann zur Aufnahme grösserer Mengen plastischen Materials geführt und damit auch den Anstoss zur Reduction der Assimilationsorgane gegeben haben. Ein solcher Process vollzieht sich vielleicht bei *Tozzia alpina*; er ist vollständig durchgeführt bei der chlorophyllfreien Gattung *Lathraea*, deren Arten alles zu ihrem Aufbau nöthige Material den Wirthspflanzen rauben".

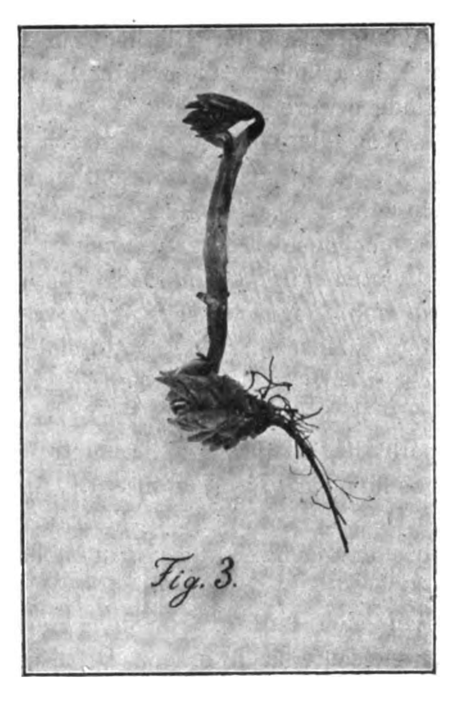
Die da geäusserten Ansichten über *Tozzia* haben durch die im Vorangehenden dargelegten Thatsachen eine über den Rahmen des Vermutheten hinaus reichende Bestätigung erfahren. *Tozzia* ist durch die überwiegende Zeit ihres Lebens reiner Parasit; die halbparasitische Phase durchläuft sie im Zeitraume weniger Wochen, während erstere zumeist etwas weniger als zwei Jahre umfassen dürfte. Der Parasitismus tritt bei ihr also weit in den Vordergrund. Seiner Leistung ist nicht nur der ganze Aufbau der noch unterirdisch lebenden Pflanze zuzuschreiben, sondern wesentlich auf seine Kosten ist auch der Aufbau des grünen oberirdischen Laubtriebes zu setzen. Wir haben erwähnt, dass dieser Trieb in kürzester Frist, in dem Zeitraum von circa 12 Tagen, fertig dastehen kann. Das Baumaterial dazu liefern die Reservestoffe des rhizomartigen

1) Diese Jahrbücher, Bd. XXXIV, 1900.

2) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1898. Sitzung vom 16. Juli 1897, p. 624. Mir war dieser Vortrag nicht bekannt, auch weiss ich nicht, ob er zur Zeit, da mein Manuscript — es weist das Datum „Ostermontag 1898" (Die grünen Halbschmarotzer II, p. 451) — abging, schon gedruckt vorlag. Indessen ist es ja sicher, dass Stahl und ich auf ganz wesentlich verschiedenem Wege zur gleichen Auffassung geführt wurden, und bleibt nur das Erfreuliche der Uebereinstimmung und der besseren Fundirung, welche die von uns vertretene Anschauung nunmehr besitzt.

Theiles, auch werden, sowohl der die Fortsetzung des Rhizoms bildende, zum Laubspross werdende Haupttrieb, wie die eventuellen Seitenachsen, schon vorher ausgebildet. Ein Schnitt, längs geführt durch ein Entwickelungsstadium von der ungefähren Grösse des in Fig. 12 dargestellten (Material ausgegraben 3. October), zeigt in der Achsel der oberen Schuppenblätter schon überall Seitenvegetationspunkte angelegt; die tieferen Niederblätter bilden keine Knospenanlagen.

Ich hatte es früher versäumt, Tozzien im Frühjahr, vor der Ausbildung des oberirdischen Triebes, auszugraben. Um den Entwickelungsgang der *Tozzia* vollständig zu illustriren, holte ich dies heuer nach und schalte als Ergebniss die nebenstehende Abbildung und einige Bemerkungen ein (7. Juni 1901).


Fig. 3.

Der heurige Winter war in Nordtirol relativ schneearm. Bei einer Revision des *Tozzia*-Standortes, am 15. Mai, zeigten sich einzelne Pflanzen schon über den Boden vorgedrungen, die Mehrzahl steckte noch unter demselben. Die in Fig. 3 in natürlicher Grösse dargestellte, schwächere Pflanze befand sich noch 2 cm tief unter der Erde; in gleicher Weise eine grosse Zahl anderer, theils schwächerer, theils stärkerer Exemplare. Man sieht, dass der Laubtrieb thatsächlich in der Hauptsache schon unterirdisch angelegt wird. Bei einer starken Pflanze fanden sich neben dem Haupttrieb noch sechs Seitensprosse, die annähernd so stark entwickelt waren als der Haupttrieb unserer in Fig. 3 dargestellten Pflanze.

Die Untersuchung des Endschopfes einer ähnlichen, eher etwas schwächeren Pflanze, als sie in Fig. 3 dargestellt ist, ergab: In dèr Achsel der ersten acht Blätter waren Seitensprosse angelegt. Das

erste Laubblätterpaar dieser Seitensprosse stützte Blüthenanlagen, welche schon ziemlich weit entwickelt, deren Antheren schon vollkommen differenzirt waren; die weiteren Blätterpaare dieser Seitensprosse stützten vorschreitend weniger ausgebildete Blüthenanlagen. Vom neunten Blatte der Hauptachse an, lagen in der Achsel der Blätter nur mehr angelegte Einzelblüthen vor. Diejenige in der Achsel des neunten Blattes war weiter entwickelt, als die untersten Blüthen der tiefer unten gelegenen Seitensprosse. Das Paarblatt zu neun, zehn und die folgenden zwei Blätterpaare tragen Blüthen mit differenzirtem Androeceum; weiterhin folgten Blattpaare mit jüngeren Blüthenanlagen. Man sieht also, dass in der That wenigstens die Hauptmasse der Blüthen auf Kosten derjenigen Reservestoffe zur Anlage kommt, die während der rein parasitisch durchlaufenen Periode erworben wurden.

Was die Qualität der durch Parasitismus erworbenen Stoffe betrifft, so ist auf eine wesentliche Aenderung in der Periode des Halbparasitismus kaum zu denken. Die Wirthe bleiben die gleichen, die aufnehmenden Organe auch. Plastisches Material, welches in der ersten Periode ja Bedingung jeder Weiterentwickelung war, wird wohl noch weiter aufgenommen, ebenso aber auch die für andere Halbschmarotzer nothwendigen und in erster Linie in Betracht kommenden Rohstoffe, Wasser und die nöthigen Salze, deren *Tozzia* ebenfalls bedarf, wenn der nun ausgebildete Chlorophyllapparat überhaupt in Function treten, nicht eine unnütze Reminiscenzbildung an die Vorfahren allein darstellen soll.

Die Aufnahme roher Nahrungsstoffe durch den Parasiten ergiebt der Nachweis von Nitraten im Laubtrieb der *Tozzia*. Noch am 6. Juli, wo bereits die Fruchtbildung weit vorgeschritten war, liessen sich Nitrate an Stengelquerschnitten mit Diphenylamin-Schwefelsäure nachweisen. Die Reaction war deutlich, wenn auch nicht sehr stark.

Die assimilatorische Leistung der *Tozzia* steht jedenfalls gegenüber jener der anderen grünen parasitischen Rhinanthaceen beträchtlich zurück, sie ist aber sicherlich nicht gleich Null zu setzen, auch ihr kommt noch Bedeutung zu.

Ohne Zweifel gilt der Ausspruch, den Sachs[1]) 1863 gethan, noch heute: „Die blosse Thatsache, dass eine Pflanze grüne

1) Bot Ztg. 1863, Beilage: „Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. 3. Ueber die Grenzen des Wachsthums im Finstern".

Blätter hat, ist ein Beweis, dass sie wenigstens zeitweilig des Tageslichtes bedarf, um Bildungsstoffe für ihr ferneres Wachsthum zu sammeln[1])."

Es ist nicht schwer, auch für *Tozzia* die stattfindende CO_2-Assimilation nachzuweisen. Ich schlug das gleiche Verfahren hierbei ein, wie früher bei *Alectorolophus* und *Euphrasia*, d. h. ich benützte dazu die Sachs'sche Jodprobe.

Am 20. Juni 1899, es herrschte schönes, sonniges und warmes Wetter, wurden am natürlichen Standorte der Pflanze

1. vier Blätter von verschiedenen Individuen um 3 ½ p. m. entnommen;
2. vier weitere Blätter um 6 Uhr abends;
3. vier weitere Blätter am 21. Juni um 5 Uhr früh.

Die Jodprobe ergab bei 1.: Alle Blätter enthielten etwas Stärke, doch war dieselbe sehr intermittirend in der Blattspreite vertheilt. Die Blätter waren im durchfallenden Lichte im wesentlichen noch gelb; ein Blatt war etwas stärkereicher und erschien in der oberen Hälfte, im auffallenden Lichte, blauschwärzlich.

Bei 2.: Alle Blätter erwiesen sich stärkereicher als bei der Gruppe 1; besonders das eine war blauwolkig gefärbt, doch blieben auch hier noch reichlich transparente Partien in der Blattspreite übrig.

Bei 3.: Alle Blätter vollkommen stärkeleer.

Der Versuch weist deutlich auf eine stattfindende, wenn auch nicht besonders rege, Stärkebildung durch Assimilation hin. Untertags tritt eine successive Anhäufung der Stärke ein, nachts verschwindet dieselbe wieder, wird sie nach den Verbrauchsorten vollständig abgeführt[2]).

---

1) An jener gleichen Stelle hat sich Sachs auch sehr klar über die Schmarotzerpflanzen ausgesprochen: „Was die echten Schmarotzer betrifft, so sind diejenigen, welche kein Chlorophyll besitzen, auch sicherlich darauf angewiesen, die ganze Masse ihrer organischen Substanz aus der Nährpflanze aufzunehmen, während bei denen, welche grüne Blätter am Lichte entfalten, gewiss wenigstens ein mehr oder minder grosser Theil der organisirbaren Masse durch selbstständige Assimilation aus unorganischem Material bereitet wird, indem sie entweder nur einen Theil der organisirbaren Substanz der Nährpflanze entziehen, oder indem sie nur unorganische, noch nicht assimilirte Stoffe aus den Saftwegen derselben entnehmen, wie es wahrscheinlich bei *Viscum* der Fall ist".

2) Es ist übrigens möglich, ja bei dem so raschen Entwickelungsgang, den der Spross von *Tozzia* zeigt, wahrscheinlich, dass die Assimilation thatsächlich ergiebiger ist, als sie nach den obigen Versuchen zunächst erscheint. Bei lebhafter Assimilation

Diese mindere assimilatorische Leistung von *Tozzia* erschien mir von vornherein wahrscheinlich. Ich sagte schon in meiner zweiten Arbeit über die grünen Halbschmarotzer p. 450: „Das Grün der *Tozzia* fiel mir durch seinen gelblichen Ton stets auf; ich vermuthe, dass die Assimilationsenergie ihres Laubes gering ist. *Tozzia* scheint auch das hohe Lichtbedürfniss der anderen grünen Rhinanthaceen nicht zu theilen, sie wird durch ihre grosslaubigen Wirthspflanzen vielfach überschattet, als deren eine ich *Petasites albus* Gärt. kenne, während ich als eine andere *Rumex alpinus* L. angegeben finde.“ Ich war sogar wesentlich, durch die Beobachtung der letzteren Verhältnisse geleitet, zur Ansicht gekommen, dass *Tozzia* mehr für ihren Aufbau durch Parasitismus erwerben müsse, als die übrigen grünen, halbparasitischen Rhinanthaceen, welche ein so ausgesprochenes Lichtbedürfniss bei der Kultur verrathen hatten. So war der Gedanke angeregt, dass *Tozzia* ein biologisch *Lathraea* sich näherndes Glied der Verwandtschaftsreihe sei.

Mit der herabgesetzten assimilatorischen Leistungsfähigkeit des Laubtriebes der *Tozzia* stimmt nun aber auch vortrefflich die Thatsache überein, dass im anatomischen Bau des Blattes sich deutlich eine Rückbildung gerade des Assimilationsgewebes kundgiebt. Die Blätter aller übrigen unserer grünen Halbschmarotzer zeigen die Differenzirung des Diachyms in ein oberseitiges Palissadenparenchym und unterseitiges Schwammparenchym; im Blatte von *Tozzia* ist das Palissadenparenchym verschwunden. Diese Thatsache wird von Hovelacque[1]) beschrieben und in der Fig. 390 zur Ansicht gebracht. Auch stimmt die Beobachtung Hovelacque's, dass in der oberen Epidermis des Blattes „quelques grains de chlorophylle“ sich finden, mit dem erörterten geringen Lichtbedürfniss der Pflanze und der häufig stattfindenden Beschattung ihres Laubtriebes durch die Wirthspflanzen. Auf die Bedeutung der Reduction des assimilatorischen Gewebes bei *Tozzia* hat erst

---

kann die Entstehung grösserer Stärkeeinschlüsse bekanntlich vollkommen unterbleiben, sobald die Assimilationsprodukte sofort nach ihrer Entstehung abgeleitet werden. (Vergl die diesbezüglichen, weiteren Ausführungen bei Haberlandt [Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., p. 231].)

1) l. c., p. 468. Immerhin erinnert die äusserste Zelllage des Mesophylls unter der oberen Epidermis noch deutlich an ihren phyletischen Ursprung aus einer Palissadenzelllage, ja sie könnte da und dort noch als kurze Palissadenschicht bezeichnet werden.

Volkart[1]) aufmerksam gemacht, der bemerkt: „Dass eine solche Desorientirung des Blattgewebes nicht ohne vorausgehende Verminderung der Bedeutung der Assimilation vor sich gehen kann, ist wohl einleuchtend". Ich habe übrigens schon früher, in meiner Arbeit über den isolateralen Blattbau[2]), den Mangel der Palissaden bei gewissen Parasiten (*Thesium*, *Osyris*) eben auf den Parasitismus zurückgeführt und ich glaube, dass der später zu veröffentlichende Bericht über die Kultur und Lebensbedingungen dieser Schmarotzer ganz wesentlich für die Richtigkeit jener Ansicht sprechen wird.

Was nun die Leistung betrifft, welche die Assimilation während der kurzen Phase vollführt, in der *Tozzia* als Halbparasit lebt, so ist auf ihre Rechnung theilweise das für die Blüthenausbildung und wohl ganz das für die Fruchtbildung nothwendige plastische Material zu setzen. Die Fruchtwandungen der sich ablösenden Nüsschen sind mit Reservestoffen vollgepfropft; auf ihre Kosten entwickelt sich beim Nachreifungsprocesse das Endosperm der Samen, welches dem relativ ziemlich kleinen Keimling in recht bedeutender Menge mitgegeben wird. Bei der reichen Production von Früchtchen, die *Tozzia* aufweist, ist diese Sorge für die Brut, welche durch die eigene, assimilatorische Thätigkeit der *Tozzia* gedeckt wird, eine nicht zu unterschätzende Leistung. Aber auch nur der Bedarf der Brut an plastischem Material kann der eigenen Ernährungsthätigkeit zugeschrieben werden; jenes Quantum roher Nährstoffe, die jedem Samen nothwendig beigegeben sein müssen, hat wieder der Parasitismus zu beschaffen.

6. Zur Phylogenie der *Tozzia*.

Die Zugehörigkeit der *Tozzia* zu den Rhinanthaceen ist nie angefochten worden; Merkmale, die für dieselbe sprechen, sind noch genügend vorhanden, wenn schon in mancher Beziehung *Tozzia* einen ziemlich eigenartigen Entwickelungsgang eingeschlagen hat und sich dadurch von dem Gros der grünen halbparasitischen Rhinanthaceen ziemlich abseits stellt. Dies gilt namentlich rück-

1) l. c., p. 47.
2) Jahrb. f. wiss. Botan. 1894, Bd. XV., p. 564.

sichtlich der Fruchtbildung, die ja in dieser Arbeit eingehend klargelegt worden ist. Hierher gehört vor allem der Ersatz der Kapsel durch ein Nüsschen. Auch die Reduction der Samenanlagen auf vier, wovon überdies höchstens zwei, in der Regel nur eine wirklich zum Samen ausgebildet wird, ist hierher zu zählen, obschon uns letzteres Verhalten auch bei der Gattung *Melampyrum*, und zwar constant, bei der Gattung *Lathraea* bei einem Theil der Arten begegnet.

Wenn ich den Entwickelungsgang der *Tozzia* überblicke, so erscheint es mir ziemlich sicher, dass *Tozzia* von einer annuellen, halbparasitischen *Rhinanthaceae* abgeleitet werden muss. In Folge der Gewöhnung an nahrungsreiche Wirthspflanzen trat das Zurücktreten der eigenen assimilatorischen Leistung, dafür die anfänglich holoparasitische Lebensweise ein. Die Entwickelung auf diesem Wege ist eine langsamere, wie auch die erste Entwickelung der holoparasitischen Lathraeen sehr langsam verläuft. Nach gewonnener Erstarkung bildet der Parasit seinen Reproductionstrieb, der gewissermaassen auf die Form seiner Ahnen zurückschlägt und noch assimilationsfähig ausgestaltet wird. Gerade das aber, dass diese halbparasitische Phase von jedem *Tozzia*-Individuum nur einmal durchlaufen wird, scheint mir für die Abstammung von einer annuellen *Rhinanthaceae* zu sprechen. Ich möchte also sagen: *Tozzia* ist der Nachkomme einer annuellen *Rhinanthaceae*, der infolge partiellen Holoparasitismus einen langsameren, mehrjährigen Entwickelungsgang sich angeeignet hat, der aber, wie die einjährigen Rhinanthaceen, nur einmal zur Bildung eines Reproductionstriebes schreitet.

Die Systematiker stellen *Tozzia* neben *Melampyrum*. In der That wüsste ich keine einzige andere Gattung der Rhinanthaceen, die *Tozzia* näher stünde. Insbesondere hat, wie schon erwähnt, *Melampyrum* mit *Tozzia* die zweieiigen Fruchtknotenfächer gemeinsam[1]), ein Merkmal, das keiner anderen der annuellen Rhinanthaceen eigenthümlich ist, und nur bei einigen Arten von *Lathraea* wiederkehrt. Wir können uns also *Tozzia* von einer *Melampyrum* nahestehenden *Rhinanthaceae* abgeleitet denken.

---

1) Vergl. Wettstein, in den natürlichen Pflanzenfamilien, IV. Th. Abth. III b., p. 97, wo der Schlüssel zur Bestimmung der Gattungen der *Rhinanthoideae-Rhinantheae* gegeben ist.

7. *Tozzia* und *Lathraea*. Betrachtungen zur Phylogenie der letzteren.

Biologisch steht unter den Rhinanthaceen zweifellos *Tozzia* der Gattung *Lathraea* am nächsten. Sie ist die einzige, die partieller Holoparasit ist, und dass der Holoparasitismus den Hemiparasitismus bei ihr weit übertrifft, haben wir ausführlich dargelegt. Die Niederblätter der *Tozzia* sind, in vereinfachter Form, den Schuppenblättern der *Lathraea* homologe Gebilde. Bei beiden dienen sie in erster Linie als Speicherorgane. Den Schutz der Drüsen, die als Hydathoden von drei Forschern[1]) unabhängig und ziemlich gleichzeitig diagnosticirt wurden, welche Auffassung auch ich schon zur Zeit des Erscheinens der betreffenden Arbeiten theilte, erreicht *Tozzia Lathraea* gegenüber auf primitivere Art. An Stelle der bekannten, complicirten Höhlenbildung der letzteren, werden bei *Tozzia* die drüsentragenden Blattunterseiten durch Einschlagen der Blattränder in eine geschützte Lage gebracht. Den Sinn und die Bedeutung eines eigenartigen Transpirationsstromes auch für diese Pflanzen haben Göbel und Haberlandt treffend erläutert.

Die biologische Annäherung an *Lathraea* ist besonders auch durch die Keimung und erste Entwickelung hervortretend. Die Samen von *Tozzia* und *Lathraea* keimen nur bei Wirkung eines von einer Nährwurzel ausgehenden Reizes. Die Entwickelung des Keimlings erfolgt bei beiden unterirdisch und relativ sehr langsam.

Es ist nun die Frage, ob auch phylogenetisch *Lathraea* und *Tozzia* so eng zu einander stehen. Da ist zunächst zu bemerken, dass die Lathraeen alle wirklich perennirende Pflanzen sind, während wir von *Tozzia* nachwiesen, dass sie nur einen mehrjährigen Entwickelungsgang hat, aber nur einmal blüht und dann abstirbt. Man könnte sich immerhin denken, dass aus einem der *Tozzia* ähnlichen Vorfahren, der seinerseits von einer einjährigen halbparasitischen *Rhinanthaceae* abgeleitet werden müsste (vergl. die Ausführungen im vorangehenden Capitel), eine holoparasitische, perennirende Pflanze wie *Lathraea* hervorgegangen wäre. Be-

1) G. Haberlandt: Zur Kenntniss der Hydathoden. Diese Jahrbücher, Bd. XXX, H. 4, 1897. — K. Goebel: Ueber die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei *Tozzia* und *Lathraea*. Flora, 83. Bd., 1897. — Percy Groom: Ueber die Blätter von *Lathraea Squamaria* und einigen verwandten Scrophulariaceen. Annals of Botany, 1897, Vol. XI.

trachtet man den morphologischen Aufbau der *Lathraea*-Arten — leider kenne ich eingehender nur *Lathraea Clandestina* u. *L. Squamaria* —, so würde diese Ableitung eher auf *Lathraea Squamaria* führen. *Tozzia* entwickelt ein reiches Wurzelsystem, das aber in seiner Totalität auf die Hauptwurzel und ihre Verzweigungen rückführbar ist. Nie kommen Adventivwurzeln aus dem Rhizom zur Bildung. Das Gleiche gilt für *Lathraea Squamaria*, während bei *L. Clandestina* die Adventivwurzeln am Rhizom sehr reichlich gebildet werden und eine sehr massgebende Rolle spielen[1]). *Squamaria* bildet wie *Tozzia* am Rhizom die Niederblätter in gestauchter Stellung, so dass die Achse durch sie versteckt wird, bei *Clandestina* hingegen werden die Rhizominternodien gestreckt. Freilich im Fruchtbau wieder kommt *L. Clandestina* der *Tozzia* näher als *L. Squamaria*. *Clandestina* besitzt einen viereiigen Fruchtknoten wie *Tozzia*; *Squamaria* producirt auf ihren Placenten sehr viele Samenanlagen.

Zusammenfassend liesse sich sagen: Die Lathraeen könnten von einer der *Tozzia* ähnlichen Stammform abgeleitet werden, die zu einer perennirenden Pflanze geworden war. Den Ausgang müsste eine *Lathraea*-Art gebildet haben, die habituell an unsere *Squamaria* erinnert und wie *Tozzia* viereiige Fruchtknoten besessen hätte. Von dieser könnte einerseits durch Variation, welche die Frucht zunächst betraf, unsere *Squamaria*, mit den vieleiigen Placenten entstanden sein, andererseits, durch eine Variation, die die Ausbildung des Rhizoms betraf, Streckung der Internodien, Fähigkeit zur Adventivwurzelbildung, unsere *Lathraea Clandestina*.

Andererseits ist, wie in dem Abschnitte über *Bartschia* gezeigt wurde, insbesondere die Ableitung der *Lathraea Clandestina* von einem der *Bartschia* nahestehenden Vorfahren sehr leicht zu denken. Hier wäre schon der *Lathraea*-Vorfahr eine ausgeprägt perennirende Pflanze, und, wie im ersten Abschnitt ausgeführt wurde, sind die morphologischen Beziehungen zwischen *Bartschia* und *Clandestina* weitreichende.

Auch ist die Frage discutabel, ob die Gattung *Lathraea* überhaupt einen monophyletischen Ursprung hat. Schwerwiegend in

---

1) Vergl. E. Heinricher: Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. Ber. d. D. Botan Ges. 1893, Bd. XI, p. 5 u. p. 13.

diesem Sinne dürfte der wesentlich gleiche Aufbau der Rhizomschuppen bei allen Arten der Gattung in die Wagschale fallen. Man wird nicht gern annehmen, dass diese so gleichartigen Bildungen mehrmals entstanden seien; doch sind andererseits so weitgehende Verschiedenheiten unter den Arten der Gattung *Lathraea* vorhanden, dass ich die oben gestellte Frage nicht unbedingt bejahen möchte. Die morphologischen Unterschiede zwischen den Arten *Squamaria* und *Clandestina* wurden schon oben erörtert. Bei *Lathraea Rhodopea* wird die dekussirte Stellung in der Inflorescenz verlassen (das Gleiche scheint für die (?) japanischen Arten zu gelten), ja selbst am Rhizom hat, nach den mir vorliegenden Bruchstücken wenigstens, bei *Rhodopea* die Spiralstellung platzgegriffen. Dies sind alles Gründe, die es mir absolut nicht sicher erscheinen lassen wollen, dass *Lathraea* monophyletischen Ursprungs ist. Für *Lathraea Clandestina* würde ich dann auf einen der *Bartschia*, für *Lathraea Squamaria* auf einen der *Tozzia* ähnlichen Vorfahren schliessen.

Wir haben hier den Weg gezeichnet, wie aus Halbparasiten die holoparasitische Gattung *Lathraea* hervorgegangen sein mag. Phylogenetische Ableitungen bleiben bis zu gewissem Grade immer Speculation, ein exacter Beweis ist für sie nicht zu erbringen. Immerhin haben die vorliegenden Untersuchungen wohl aufs Neue den Beleg gebracht, dass *Lathraea* sicher eine *Rhinanthaceae* ist, und dass ihre nächsten Verwandten unter diesen *Bartschia* und *Tozzia* sind. Ein Bild des Entstehungsganges aus einer dieser Arten, zur Versinnlichung der phylogenetischen Beziehungen, ist unschwer zu entwerfen; schwerer ist es, zu entscheiden, ob die Ableitung monophyletisch, etwa von einer der *Tozzia* ähnlichen Pflanze, oder polyphyletisch, — so dass Angehörige unserer jetzigen Gattung *Lathraea*, einerseits von *Bartschia*, andererseits von *Tozzia* ihren Ausgang genommen hätten, vorzuziehen sei.

8. Einige Bemerkungen und Ergänzungen zur Anatomie der *Tozzia*.

Anatomische Studien über *Tozzia* liegen, meines Wissens, von Ad. Chatin, Hovelacque und Göbel vor. Chatin widmet ihr in seinem Werke „Anatomie comparée des végétaux. Plantes Para-

sites"[1]) drei Seiten Text (p. 206—209) und eine Tafel (XLVIII). Der Werth dieses Chatin'schen Werkes ist sowohl von andern als auch von mir wiederholt als sehr gering bezeichnet worden[2]). Eigentlich kann man sich nicht genug wundern, wie man daran denken konnte, eine derartige anatomische Leistung den Botanikern im Jahre 1892 in einer erneuten Auflage vorzulegen. Man kann ruhig sagen, besser keine anatomische Untersuchung, denn eine solche! Wie der Text, so sind auch die Tafeln ziemlich werthlose Phantasiegebilde, zierliche Darstellungen von Parenchymen, Netzgefässen, Epidermen, wobei aber gerade die wichtigeren Dinge falsch gegeben oder häufiger ganz übersehen sind.

Nur einige Proben zum Beleg für das Gesagte. Dem rhizomartigen Theil des Sprosses sollen nach Chatin Gefässe fehlen; solche sind reichlich vorhanden. Den Laubblättern mangeln nach Chatin Drüsen und Haargebilde; sie sind, wenn auch localisirt, ebenfalls reichlich vorhanden, wie schon Hovelacque und Göbel gezeigt haben. Den Niederblättern des Rhizoms spricht Chatin zwar „glandes et poils tuberculiformes sur l'épiderme inférieur" zu, seine Abbildung, welche er von dem Querschnitte eines solchen Blattes in Fig. 4 giebt, zeigt aber wohl Haare auf der convexen Seite, auf der concaven (wobei nur eine Andeutung des Einschlagens der Blattränder gemacht wird, während es in Wirklichkeit bis in die Nähe des Mediannervs geschieht) findet sich keine Spur, weder von den Schild- noch von den Köpfchendrüsen. Das Diachym wird aus drei gleichartigen, palissadenähnlichen Zellen aufgebaut dargestellt; von der bedeutenden Differenz, welche zwischen oberseitigem und unterseitigem herrscht, abermals keine Spur. Kurz, niemand, der sich einen Querschnitt durch ein Niederblatt der *Tozzia* angesehen hat, könnte die Abbildung eines solchen bei Chatin als *Tozzia* oder überhaupt einer *Rhinanthaceae* geltend erkennen!

Auch die Untersuchungen Hovelacque's[3]) erstrecken sich, wie diejenigen Chatin's, auf alle Organe der *Tozzia*, nur die Wurzeln wurden, wegen mangelnden Materials, nicht einbezogen.

---

1) Paris, Baillière et Fils, 1892.

2) Vergl. Pitra: Ueber die Anheftungsweise einiger Phanerogamen-Parasiten an ihre Nährpflanzen. Bot. Ztg. 1861, p. 71, ferner E. Heinricher, Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten, Breslau 1895, Anm. 2, p. 2.

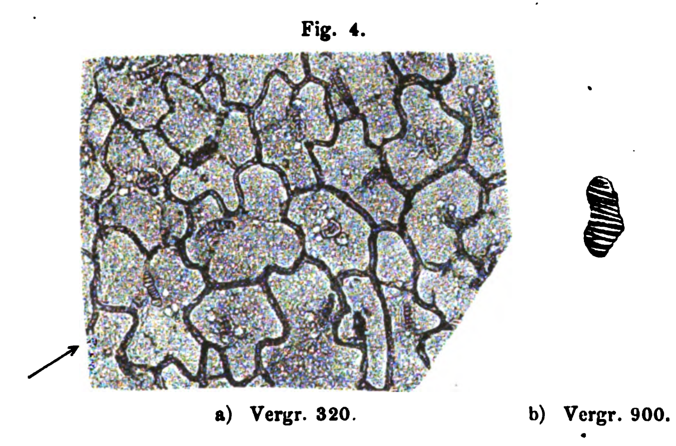
3) Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées etc., Paris, G. Masson, 1898.

Die Hovelacque'schen Studien zeichnen sich im allgemeinen durch Sorgfalt aus und geben im wesentlichen ein Bild der anatomischen Verhältnisse, wenn schon manche der beigegebenen Figuren etwas weniger gelungen sind.

Göbel[1]) hat sich nur mit der Anatomie der Blätter, insbesondere der interessanten Niederblätter befasst, deren Bau er uns an der Hand vortrefflicher Abbildungen anschaulich macht.

Alle diese Arbeiten enthalten kaum Andeutungen über die Inhaltsstoffe in den Zellen und Geweben der *Tozzia*. Ich möchte vor allem feststellen, was ja nach den vorliegenden Untersuchungen über die Rhinanthaceen in vorhinein anzunehmen war, dass Zellkern-Eiweisskrystalle bei *Tozzia* sehr allgemein verbreitet zu sein scheinen. Ihre Labilität ist auch hier eine grosse,

Fig. 4.



a) Vergr. 320. b) Vergr. 900.

und intact erhält man sie nur in mit concentrirter, alkoholischer Sublimatlösung fixirtem Material. So behandelte Querscheiben der blühenden Achse und Stücke der Niederblätter wiesen sie massenhaft auf. Ueber ihre Zahl und Gestalt mögen die beifolgenden mikrophotographischen Aufnahmen ein Bild geben.

Fig. 4*a* zeigt uns einige Epidermiszellen (Unterseite) eines Niederblattes, bei schwacher Vergrösserung (320). In jeder Zelle erscheint der grosse, lange Kern mit den in grosser Zahl vorhandenen, geldrollenartig angeordneten Krystallen. Die durch letztere hervorgerufene Querlamellirung erscheint bei den meisten Kernen angedeutet; am besten bei dem der Pfeilspitze, links in der

1) Ueber die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei *Tozzia* und *Lathraea* Flora, Jahrg. 1897, 83. Bd., p. 444.

Figur, nächsten Kerne. Die Krystalle sind bei *Tozzia* sehr dünne, aber relativ grosse Täfelchen. Fig. 4*b* zeigt uns einen Zellkern aus dem Rindengewebe des Laubtriebes, nach einer mit dem Zeiss-schen Apochromat-Immersions-Objectiv (Brennweite 2,0), und Compensations-Ocular 8 vorgenommenen Aufnahme (Vergr. 900). Nur ein Theil des Kernes erscheint deutlich, derjenige, der wesentlich in einer Ebene lag.

Wenn die Krystalle in Doppelreihen hintereinander auftreten, und mit Säurefuchsin tingirt wurden, gewähren sie an mit starken Immersions-Vergrösserungen betrachteten Mikrotomschnitten oft täuschend das Bild einer Kerntheilungsfigur, indem die in Profilansicht stäbchenförmigen, öfter etwas S-förmig verbogenen Kryställchen ausserordentlich Chromosomen gleichen. Die in Fig. 4*a* sichtbaren kugeligen Gebilde sind „Phosphatkugeln“.

Im allgemeinen scheinen die Zellkern-Eiweisskrystalle bei *Tozzia* ziemlich die gleichen Verhältnisse aufzuweisen, wie ich sie eingehender für *Lathraea Squamaria* dargestellt habe[1]). Auch für *Tozzia* wurde festgestellt, dass sie in den Kernen des Stamm-Vegetationspunktes und seiner jüngeren, seitlichen Anlagen fehlen; ja sie traten hier entschieden erst in grösserer Entfernung vom Vegetationspunkt in den Kernen auf als dies bei *L. Squamaria* beobachtet wurde.

Von Interesse war für mich, dass ich bei *Tozzia* auch in den Kernen der Köpfchendrüsen wiederholt die Eiweisskrystalle nachweisen konnte. Für diese Drüsen gab Radlkofer[2]) (bei *Lathraea*) an, in ihnen nie Zellkern-Eiweisskrystalle beobachtet zu haben; auch mir, der ich bestrebt war, die allgemeine Verbreitung dieser Krystalle bei *Squamaria* zu zeigen, gelang ihr Nachweis in den Drüsenzellen nicht. Ich war überzeugt, dass sie auch an dieser Stelle vorkommen, und schob ihren mangelnden Nachweis auf ungenügende Fixirung, welche durch dichtes Protoplasma erschwert würde. Bei *Tozzia* ist die Gewinnung des Materials viel leichter als bei *Lathraea*, und alle ihre Theile sind mit weit geringeren Schwierigkeiten zu guter Fixirung zu bringen, als bei jener. Es wunderte mich also gar nicht, dass ich hier die Zellkern-Eiweisskrystalle auch in den

---

1) Ueber die Arten des Vorkommens von Eiweisskrystallen bei *Lathraea* und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben. Diese Jahrbücher, Bd. XXXV.

2) Ueber Krystalle proteïnartiger Körper, pflanzlichen und thierischen Ursprungs; Leipzig, Wilh. Engelmann, 1859.

Köpfchendrüsen vorfand. Nicht sah ich sie in den Zellen der Schilddrüsen, doch bin ich überzeugt, dass bei ad hoc vorgenommenen Fixirungen und Untersuchungen sie auch hier nachweisbar sein werden. Ueberhaupt ist *Tozzia* ein sehr geeignetes Object für das Studium der Zellkern-Eiweisskrystalle, auch zur Lösung der Frage nach ihrer physiologischen Leistung liesse sie sich sehr wohl verwenden [1]).

Die bei *Lathraea Sqamaria* von mir aufgefundenen und so verbreiteten, frei im Plasma liegenden Eiweisskrystalle wurden bei *Tozzia* nicht beobachtet.

Unter den Inhaltsstoffen der Niederblattschuppen sei noch das zahlreiche Auftreten von Phosphatkugeln, am Alkoholmaterial, erwähnt. Es sind dieselben Bildungen, die ich, ihrer Erscheinung und ihren Reactionen nach, bei Besprechung der in den Haustorien der Lathraeen vorhandenen Inhaltsstoffe genau geschildert habe [2]). Die Reactionen wurden bei *Tozzia* allerdings nicht wiederholt.

Massenhaft sind die Niederblattschuppen mit Stärke erfüllt, wenn man solche von Exemplaren, die noch nicht den Laubtrieb gebildet haben, untersucht. Die Stärkekörner sind nahezu durchwegs zusammengesetzt, aus zwei, meist drei oder vier Theilkörnern bestehend. Die zarte Hülle, welche der Stärkebildner um sie bildet, ist an gut fixirtem Material manchmal gleichfalls nachweisbar.

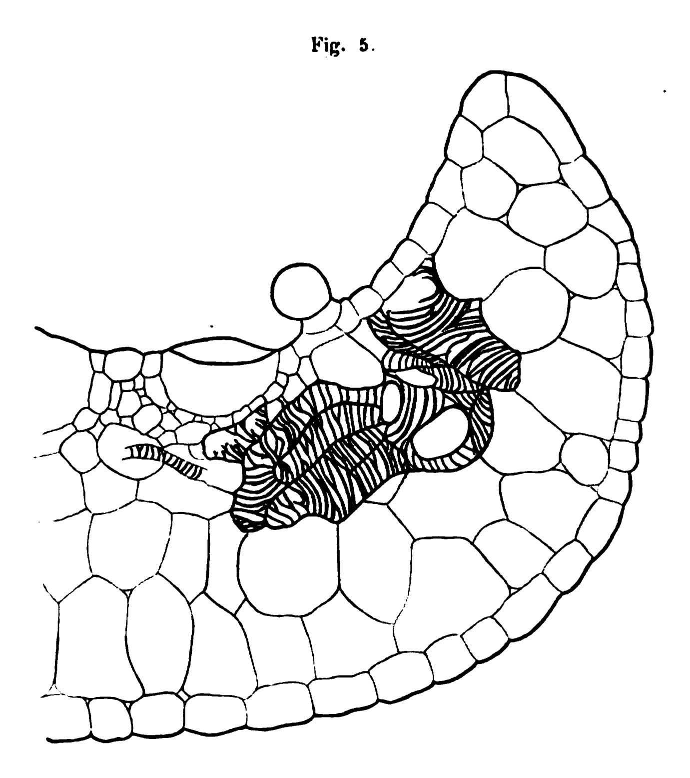
Noch möchte ich einiges über den Bau des Niederblattes und zur Hydathodenfunction der Drüsen erwähnen. Der Leser wolle sich gefälligst den gröberen, morphologischen Aufbau der Niederblattschuppen von *Tozzia* an den von Göbel gegebenen Figuren 1 bis 3 ins Gedächtniss zurückrufen, auch Fig. 4 betrachten, welche schematisch zeigt, dass die Drüsen wesentlich dem Verlauf der Nerven folgen, am Laubblatt (ein solches stellt Fig. 4 bei Göbel vor) sich besonders gegen den Blattrand häufen, während sie an den Niederblättern die ganzen eingeschlagenen Partien der Blattunterseiten bedecken. Die Anatomie der beiden Drüsenformen

1) Auch *Bartschia alpina* hat Zellkern-Eiweisskrystalle. Mit Sublimat-Alkohol fixirtes Material stand mir allerdings nur von den ausläuferartigen, unterirdischen Triebtheilen zur Verfügung.

2) Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten. Erschienen in Cohn's „Beiträgen zur Biologie der Pflanzen", Bd. VII, Heft 2, p. 28 der Sonderabdrücke.

und ihre Entwickelungsgeschichte wurde zuerst von Scherffel[1]) für *Lathraea* richtig dargestellt; ich zeigte, dass diejenigen von *Bartschia*[2]) ebenso gebaut sind, und neuerdings wurde ihr Aufbau auch von Göbel erörtert. Die Fig. 5 Göbel's ist im Holzschnitte Fig. 5 reproducirt. Sie stellt uns ein Stück eines Querschnittes durch ein Schuppenblatt nahe dem Blattrande vor; man gewahrt eine der durchschnittenen, tief eingesenkten Schilddrüsen, rechts

Fig. 5.



davon eine Köpfchendrüse. Im Innern erscheint eine Gruppe von Speichertracheïden getroffen.

Diese letzteren sind es, die mich vom physiologisch-anatomischen Standpunkte besonders interessiren, zunächst möchte ich aber die Hydathodenfrage berühren.

Dass von den Drüsen der Rhinanthaceen (die beiden Drüsenarten, Schild- und Köpfchendrüsen, können geradezu als charak-

1) Die Drüsen in den Höhlen der Rhizomschuppen von *Lathraea Squamaria* L. Mittheilungen des botanischen Instituts zu Graz, Heft II, Jena. G. Fischer 1888

2) Ebendort, im Nachtrage zu Scherffel's Arbeit.

terisirendes Merkmal der Familie angesehen werden) Wasser ausgeschieden wird, ist zweifellos. Für die Drüsen von *Lathraea* hat Haberlandt durch Druckversuche, für jene von *Bartschia* Göbel, durch Einstellen von Rasenstücken mit *Bartschia* unter Glasglocken, eine Wasserabscheidung in der Weise wahrscheinlich gemacht, dass an den Blättern so behandelter Pflanzen Wasseraustritt sichtbar wurde. Ich habe beiderlei Versuchsverfahren angewandt, fasste aber mehr Vertrauen zu dem letzteren. Ich beobachtete nämlich bei Druckversuchen mehrfach reichlichen Wasseraustritt an Stellen, die dem Sitz der Drüsen nicht entsprachen. Von den natürlichen Standorten wird man sich für solche Versuche geeignete Sprosse kaum in genügend intactem Zustande einbringen; auch sind die Rhinanthaceen sehr häufig von Pflanzenläusen befallen, und die von solchen geschaffenen Verletzungen können als Austrittswege des Wassers dienen und leicht zu Irrungen führen.

Hat man Rhinanthaceen in Kultur, wie das bei mir der Fall war, so ist die Auswahl geeigneten Materials leichter. An solchem verfolgte ich die Wasserabscheidung an den Blättern, nachdem Bechergläser oder Glasglocken über sie gestülpt worden waren. So bei *Bartschia alpina* (13. Juni), besonders an jüngeren Blättern, unter der Blattspitze, wo die Drüsen am zahlreichsten auftreten; ferner bei *Alectorolophus angustifolius* (13. VI). Unter die Glocke im Freiland wurden drei Exemplare eingestellt, eine grössere Pflanze und zwei blühende Zwergpflanzen[1]. Letztere zeigten keine Wasserabscheidung, hingegen das starke Exemplar an mehreren Blattpaaren. Die Tropfen standen stets an der Unterseite der Blattspitzen.

Auch Stahl[2]) sah auf den Blättern kultivirter Exemplare von *Alectorolophus (Rhinanthus)*, *Euphrasia Rostkoviana*, *Melampyrum nemorosum* jeden Morgen grosse, ausgeschiedene Wassertropfen. Dies mag von der guten Durchtränkung des Bodens kommen, überhaupt nach der grösseren oder geringeren Feuchtigkeit des Standortes schwanken. An meinen Kulturen, welche allerdings

1) Ueber diese *Alectorolophus*-Art folgen genauere Mittheilungen in nächster Abhandlung. Hier sei nur erwähnt, dass die starke Pflanze parasitirte und eine kräftige Nährpflanze besass, während für die Zwergpflanzen fraglich ist, ob sie parasitischen Nahrungszuschuss erhielten. Dass diese Art auch ohne Parasitismus, in zwerghaften Exemplaren, zur Blüthe gelangt, wurde sichergestellt.

2) Der Sinn der Mycorhizenbildung, p. 648.

ziemlich trockenen und stark insolirten Boden hatten, beobachtete ich Wasserabscheidung, ohne dass Glocken über die Pflanzen gestülpt wurden, nicht.

Dass durch dieselben Drüsen mit dem Wasser auch Kalk abgeschieden wird, ist ebenfalls so gut wie sichergestellt. Göbel und Haberlandt deuten so, und wohl mit Recht, die bekannte Ablagerung von Kalk in den Blatthöhlen der Lathraeen. An alten Rhizomschuppen sind die Höhlen förmlich injicirt mit Kalk. Stahl erwähnt an der eben angezogenen Stelle, dass in den von den Rhinanthaceen ausgeschiedenen Wassertropfen ein Zusatz von Oxalsäure stets einen weissen Niederschlag von Kalkoxalat veranlasste: „so erhebliche Mengen von Kalk werden hier während der Nacht aus dem Blatte herausbefördert.“ Ich kann dem hinzufügen, dass sich der Kalk nach dem Verdunsten des Wassers auch in Krusten an den Blatträndern unterseits ausscheidet, ganz ähnlich wie bei Saxifragen. Ich beobachtete das sehr schön in zweien meiner Kulturen von *Pedicularis incarnata*.

Ist die Wasserausscheidung durch die Drüsen der Rhinanthaceen auch sicher, so ist andererseits noch nicht eindeutig festgestellt, welche Drüsen, ob Köpfchen- oder Schilddrüsen der Wasserabscheidung dienen. Haberlandt schreibt letztere den Köpfchendrüsen, Göbel und Groom den Schilddrüsen zu. Eine sichere Entscheidung kann ich vorläufig in der Sache nicht bringen. Allerdings halte auch ich die Schilddrüsen für die Hydathoden und zwar wesentlich aus den gleichen Gründen, welche Göbel dafür angeführt hat.

Eine Entscheidung dieser Frage dürfte aber auf folgendem Wege gelingen. Ich beobachtete erst kürzlich, dass bei einer *Rhinanthaceae* (ob sich die Sache bei mehreren so verhält, kann ich derzeit nicht sagen) auf den Hochblättern die Schilddrüsen fehlen, während die Köpfchendrüsen noch vorhanden sind. Da wird es nun festzustellen sein, ob auch solche Hochblätter Wasserausscheidung zeigen.

Nunmehr wende ich mich den Speicher-Tracheïden zu, welche die Holzschnitte Fig. 5 und 6, ersterer an dem dargestellten Querschnitt-Stücke eines *Tozzia*-Blattes, letzterer in Flächenansicht (aus einem aufgehellten Blattstücke) gut zur Anschauung bringen. Rücksichtlich der Gewinnung eines Schutzes für die Drüsen verfährt *Tozzia*, wie Göbel bemerkt, primitiver als *Lathraea*, hingegen scheint mir wieder der Ausbau des Hydathoden-Apparates bei

Tozzia vollendeter ausgeführt als bei *Lathraea*. Bei dieser umspinnen die Gefässbündelendigungen in grosser Zahl die Höhlenwandungen und verlaufen mit ihren gestaltlich typischen Tracheïden unter der lacunösen, subepidermalen Schicht, an welche oberseits die Drüsenkörper grenzen. Nach Haberlandt füllt das aus den Tracheïden kommende Wasser die miteinander communicirenden Räume der subepidermalen Schicht (vergl. die Fig. 2 und 3, l. c.), und aus diesen erst wird es in die Drüsenzellen aufgenommen. Bei *Tozzia* aber finden wir eigene Zellen zur Aufnahme des von den Gefässbündeln herbeitransportirten Wassers an den Gefässsträngen und Bündelendigungen ausgestaltet, eben die Speicher-Tracheïden. Ihre Aufgabe scheint mir die zu sein, einen vorläufigen Stapelplatz für das zuströmende Wasser zu bilden und, falls die Hydathoden nicht rasch genug arbeiten, eine vermuthlich auf den übrigen Stoffwechsel hemmend einwirkende Injection der Intercellularen mit Wasser zu verhüten. Die Entwickelung von *Tozzia* verläuft, wie wir gezeigt haben, viel beschleunigter als jene von *Lathraea*; auch bedenke man, wie gering bei *Tozzia* gegenüber letzterer die Zahl der Schuppenblätter ist, wieviel mehr Arbeit ihnen daher verhältnissmässig zugetheilt ist, wenn, wie wohl meist, schon im dritten Jahre der reproductive Laubtrieb entfaltet werden soll.

Eine vollkommenere Ausführung der Apparate, welche den Wasserstrom abzuleiten haben, der auch die parasitische *Tozzia* durchzieht und der seiner Bedeutung nach einem Transpirationsstrome ähnlich ist[1]), erscheint daher durchaus angebracht.

Die Speicher-Tracheïden bei *Tozzia* werden zuerst von Hovelacque erwähnt und auch abgebildet; letzteres allerdings so schlecht, dass man darnach gar keine richtige Vorstellung vom Baue dieser Zellen zu gewinnen vermöchte (l. c., p. 471, Fig. 395). Hovelaque nennt sie, gut charakterisirend, „ampoules“, dann wieder „trachées“. Er sagt bei der Beschreibung der Niederblätter: „Les dernières ramifications des nervures sont très nombreuses et très rapprochées de la face inférieure, contre laquelle elles se terminent par de larges ampoules peu épaisses, qui forment, par

1) Vergl. die betreffenden Ausführungen bei Göbel (l. c., p. 452) bezüglich *Lathraea*. Für die Zeit, da *Tozzia* als Holoparasit lebt, gelten sie natürlich auch für diese.

endroits, des plaques tapissant l'épiderme inférieur. Les trachées de ces plaques sont globuleuses. Parfois il y a contact entre les trachées et l'épiderme. Dans la région de ce plaques, toutes les cellules sont très serrées. Il n'y a point de meats. C'est une terminaison analogue à celle des glandes à eau et à carbonate de chaux des Saxifragées, des Crassulacées et des Mésembryanthémées". Man sieht, dass eigentlich schon Hovelaque, und zwar der erste, auf das Vorkommen von Hydathoden bei *Tozzia* hingewiesen hat.

Doch gehen auf die Function der Speicher-Tracheïden näher weder Hovelaque noch Göbel ein. Letzterem war es hauptsächlich darum zu thun, die Hydathodenfunction der Drüsen und die Bedeutung der Höhlenbildung zu erweisen. Er gebraucht wohl auch den Ausdruck „Speichertracheïden", im ganzen gewinnt man aber den Eindruck, als ob er diese Gebilde als Elemente des Gefässbündels, als „Tracheïden", ansähe. So sagt er p. 447: „Die Tracheïden der Blattnerven, resp. die erweiterten Speichertracheïden, verlaufen oft unmittelbar unter der kleinzelligen Schicht, welche die Schilddrüsen von dem übrigen Blattgewebe trennt (vergl. Fig. 5)"; und p. 450: „An dies letztere (das kleinzellige Fussstück der Schilddrüsen) können die Tracheïden der Gefässbündel, wie Fig. 5 und 6 zeigen, direct herantreten".

Der Name „Speicher-Tracheïden" ist meines Wissens von mir in der unten genannten Abhandlung[1]) eingeführt worden. Dort sagte ich in einer Fussnote p. 1: „De Bary (vergl. Anatomie der Vegetationsorgane, p. 172) bezeichnet die Tracheïden in ihrer typischen Gestalt als rings geschlossene, langgestreckte, an den Enden zugespitzte, also etwas spindelförmige Faserzellen von rundem oder polygonalem Querschnitt; er rechnet aber zu den Tracheïden auch Zellen, welche als kurze, selbst isodiametrische Schläuche erscheinen. Solche Zellen finden sich z. B. an den Gefässbündelendigungen, ferner bei den Gymnospermen als Elemente des Transfusionsgewebes, als faserig verdickte Zellen in der Wurzelhülle der Orchideen.

Ich möchte als Tracheïden im engeren Sinne nur jene Zellen auffassen, welche von langgestreckter Gestalt sind und aus cambialem Meristem hervorgehen. Die Zellen, von denen in

---

1) Ueber einige im Laube dikotyler Pflanzen trockenen Standortes auftretende Einrichtungen, welche muthmaasslich eine ausreichende Wasserversorgung des Blattmesophylls bezwecken (Botan. Centralbl. 1885, Bd. XXIII, No. 27, 28).

der vorliegenden Abhandlung die Rede sein wird, haben allerdings verwandtschaftliche Beziehungen zu den typischen Tracheïden und sind durch Uebergänge mit ihnen verknüpft, allein sie sind in der Regel nicht cambialen Ursprungs. Sie unterscheiden sich in Zusammenhalt mit ihrer Gestalt, Entstehung und Lage auch functionell von den typischen Tracheïden. Denn letztere sind Wasser leitende, jene Wasser speichernde Zellen." Haberlandt[1]) hat dieser Auffassung zugestimmt. Vesque[2]) nannte die gleichen Elemente „reservoirs vasiformes".

Die Speichertracheïden von *Tozzia* sind nun gleichfalls, zum mindesten die meisten, nicht cambialen Ursprungs. Sie entstehen

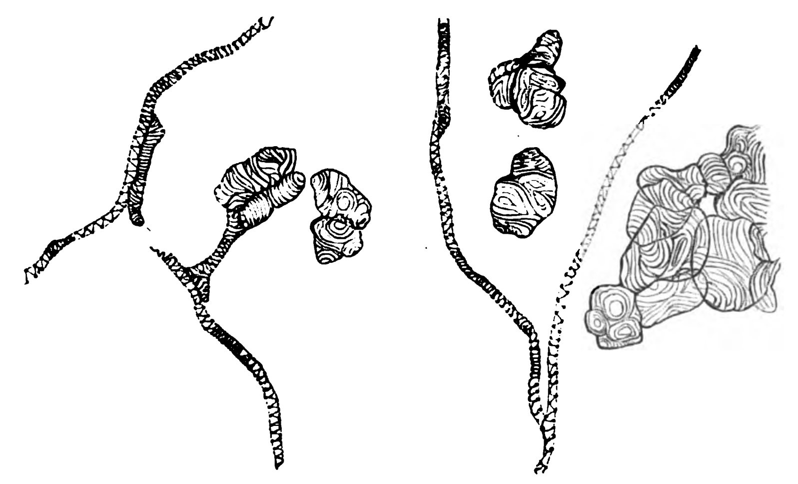


Fig. 6. Vergr. 182.

vor allem aus sich vergrössernden Mesophyllzellen, die entweder an Nervenenden anschliessen, oder auch isolirt zwischen den andern Mesophyllzellen des Speichergewebes liegen. Besonders massig ist ihre Entwickelung an der Spitze des Niederblattes, wo durch ihre Aggregation wirklich förmliche „plaques" (Hovelacque), Platten, aus solchen Zellen gebildet, zu Stande kommen (vergl. Fig. 6, rechts). Am Querschnittsbilde (Holzschnitt Fig. 5) erkennt man wohl auch deutlich, dass die Mehrzahl dieser Zellen aus um-

1) Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl., Leipzig 1896, p. 354.

2) J. Vesque, „L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée" und „De la tribu des Capparées (Ann. d. Sc. Nat. Botanique, 6e Série, 1882).

gewandelten Parenchymzellen hervorgegangen ist. Noch besser in Fig. 6, welche ein aufgehelltes Blattstück in Flächenansicht mit Rücksicht auf die Nerven und die Speichertracheïden wiedergiebt. Das Bild ist einer mikrophotographischen Aufnahme genau nachgezeichnet. Links sieht man an eine Nervenendigung zwei Speichertracheïden direct angeschlossen. Zwei weitere haben damit schon keinen unmittelbaren Contact. Rechts liegt im Winkel zweier Stränge eine grosse, isolirte Speichertracheïde, darüber eine noch grössere mehrfach ausgebuchtete. Ganz rechts folgt eine grössere Ansammlung von solchen.

In der oben genannten Arbeit, in der ich die Speichertracheïden eingehender behandelte, führte ich aus, dass dieselben besonders häufig durch Metamorphose von Parenchymscheidenzellen entstehen, dann an den blinden Nervenendigungen und auch zerstreut im Mesophyll auftreten können. Eine Häufung derselben sei gegen den Blattrand zu bemerkbar, und dieselbe steigere sich, je weiter von der Hauptwasserbahn, dem Mittelnerv, die Gewebe entfernt seien. Ich betrachtete die Speichertracheïden als Wasserreservoire, die mit Vorliebe den Wasserbahnen angelagert würden, und suchte darzuthun, dass sie besonders in den Blättern von Pflanzen trockener, stark insolirter Gebiete auftreten. Damit stimmt nun aber durchaus nicht das, was wir über die Standortsverhältnisse von *Tozzia* wissen. Hier bewahrheitet sich wieder der Satz „Les extrêmes se touchent". Die im wesentlichen gleichen Elemente treten unter sehr verschiedenen Lebensbedingungen auf, trotz einer gewissen Einheit der Function ist ihre Bedeutung in diesen Fällen doch grundverschieden. Bei Pflanzen trockenen Standortes sind die Speichertracheïden als Vorrathsreservoire für Wasser angebracht, die eventuell eintretendem Wassermangel begegnen sollen. Bei *Tozzia* ist solch ein Mangel nicht zu befürchten, bei ihr handelt es sich darum, einem Zuviel an Wasser abzuhelfen. Die Speichertracheïden sind auch hier Wasserbehälter; aber nicht als für die Reserve wichtiges Material wird das Wasser in ihnen gesammelt, sondern um eine Erfüllung der Intercellularräume mit Wasser zu verhüten, wird es in den Speichertracheïden, die hier gewissermassen als Stauwerk dienen, untergebracht, wenn die wasserausscheidenden Organe, die Hydathoden, nicht schnell genug arbeiten sollten. Die Speichertracheïden erscheinen demnach bei *Tozzia* als ein

die Hydathoden ergänzender Apparat[1]). Eventuellen Falls können sie ja aber auch zu Speicherzwecken dienlich sein.

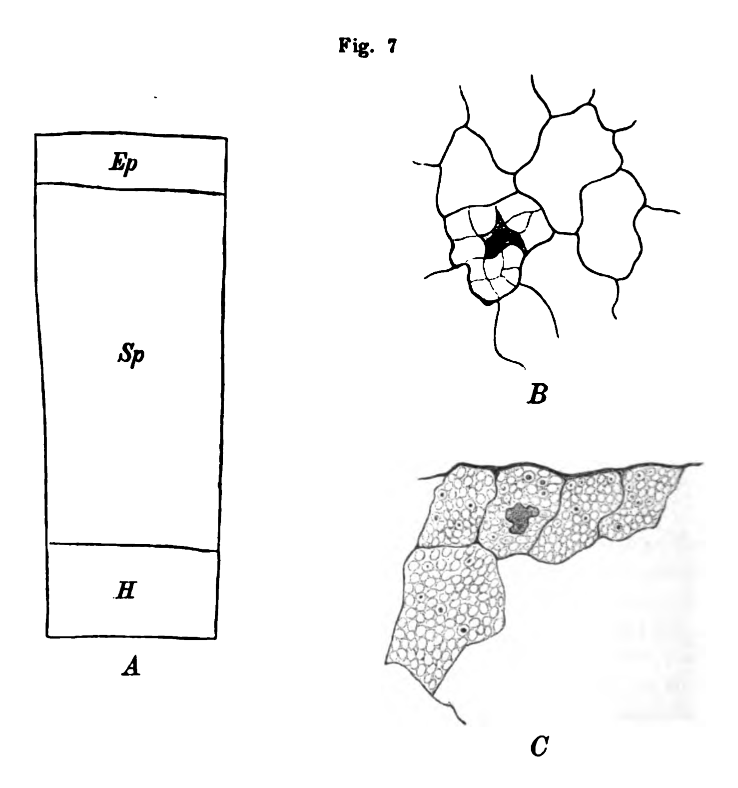
Einiges Interesse scheint mir noch der Functionswechsel zu haben, welchen die Epidermiszellen der Frucht (Aussenseite, untere Epidermis der Carpelle) von *Tozzia* eingehen. Wie eingangs schon ausgeführt, fallen die Früchtchen von *Tozzia* als grüne Nüsschen ab, dicht umschlossen von den Kelchblättern (vergl. Fig. 1, Taf. XVII). Der noch unreife Same unterliegt einem Nachreifungsprocess, während dessen die Ausbildung des Endosperms erst erfolgt. Dazu werden jedenfalls die in der Fruchtwandung aufgestapelten Reservestoffe verwendet. Der Holzschnitt Fig. 7 zeigt in *A* (Vergr. 240) schematisch die Gewebevertheilung am Querschnitt der Fruchtwand zur Zeit des Abfallens der Früchte. Mit *H* sind die schon erkennbaren, aber noch nicht fertiggestellten Zellcomplexe, welche die Hartschicht bilden, mit *Sp* das als Speichergewebe ausgebildete und functionirende Diachym, mit *Ep* die Epidermis bezeichnet. Diese letztere ist nun ebenfalls vollkommen für die Stoffspeicherung adaptirt und fügt sich dem speichernden Diachym ein. Ihre dünnwandigen, nur an der Aussenseite durch einigermassen stärker verdickte Wandungen den

---

1) Speichertracheïden sind nicht immer zur Aufnahme von Wasser bestimmt, sondern auch plastisches Material kann in ihnen abgesetzt werden. Einen solchen Fall führe ich in meiner Arbeit „Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten" an. Dort wird p. 30 für *Lathraea Clandestina*, p. 38 für *L. Squamaria* erwähnt, dass in der als „Tracheïdenkopf" bezeichneten Partie des Haustorialknopfes die Tracheïdenreihen häufig mit Amylodextrinstärke erfüllt sind. Vergleichende Untersuchungen über die Inhaltsstoffe der Haustorien der Rhinanthaceen, welche mein Schüler Ad. Sperlich im hiesigen Institute durchgeführt hat, zeigten mir, wie ich seiner Publication vorgreifend erwähnen will, dass ein solches Auftreten von Amylodextrinstärke in den Tracheïden der Haustorien sehr verbreitet ist. Zu dem Punkte bemerke ich ferner noch, dass Haberlandt (Zur Kenntniss der Hydathoden; diese Jahrb., Bd. XXX, Heft 4) bezugnehmend auf die von mir bei *Lathraea* gefundenen, stärkeführenden Tracheïden, in einer Fussnote p. 520 sagt: „Die Frage, ob die stärkeführenden Tracheïden der Haustorien einen lebenden Plasmabeleg aufweisen, wie wohl anzunehmen ist, wird von Heinricher in seiner citirten Abhandlung nicht berührt." In der That habe ich, da ich keinen Beweis vorzubringen vermochte, diese Frage dort gar nicht gestreift. Auch ich bin der Ansicht, und zu ihr wird man ja durch den Stand unserer derzeitigen Kenntnisse unmittelbar gedrängt, dass diesen Stärke speichernden Tracheïden ein lebender Plasmaschlauch eigen sein müsse. Plasmolyse, Nachweis von Zellkern, von Stärkebildnern —, dies sind die Wege zur Entscheidung dieser Frage. Ganz leicht dürfte sich die Beweisführung aber nicht gestalten; ich habe dieselbe als Thema für eine kleinere Schülerarbeit vorgemerkt.

Epidermischarakter noch verrathenden Zellen sind ebenso vollgepfropft mit Stärke wie die darunterliegenden Parenchymzelllagen. In der Flächenansicht sind diese Zellen in *B* (Vergr. 240) wiedergegeben. Spärlich finden sich zwischen ihnen Spaltöffnungen eingestreut. In einer Zelle sind die Conturen der durch Kalilauge zur Verquellung gebrachten, sich gegenseitig an der Ausbreitung hindernden Stärkekörner und der zwischen ihnen liegende deformirte Zellkern eingezeichnet. *C* giebt den Querschnitt durch

Fig. 7



die Epidermis wieder; man sieht, dass die ziemlich hohen Zellen ebenso reich an Stärke sind wie die in die Skizze mit aufgenommene Zelle des Diachyms. In einer Zelle ist auch der grosse Zellkern eingezeichnet. Zum Schnitte war in Alkohol conservirtes Material verwendet worden. Die buchtige Gestalt der Zellkerne, sowie die intensive Färbung, welche die Kerne nach Behandlung mit Säurefuchsin aufwiesen, sind für mich, der sich soviel mit den Eiweisskrystallen der Zellkerne beschäftigt hat, der sichere Hinweis, dass die Kerne sehr reich an Eiweisskrystallen waren, die jedoch im

Alkohol nicht fixirt wurden und zerflossen sind. Es ist sehr wahrscheinlich, dass auch das Eiweiss der Zellkernkrystalle aufgespeicherten Reservevorrath repräsentirt; doch wäre dafür ein Beweis erst zu erbringen.

Diese volle Inanspruchnahme der Aussenepidermis der *Tozzia*-Früchtchen zu Speicherungszwecken erklärt sich durch die Thatsache, dass die Schutzfunction der Epidermis hier unnöthig geworden ist, indem dieselbe von dem die Frucht eng umhüllenden Kelche vollführt wird.

Dem entsprechend finden wir auch, dass insbesondere die Epidermis der Aussenseite des Kelches aus relativ sehr starken Zellen mit kräftig entwickelter Cuticula besteht.

Die in der Fruchtwandung aufgestapelten Reservestoffe werden theils zur Fertigstellung der Hartschicht, grösserentheils aber wohl zur Ausbildung des Samens verwendet, der erst in der abgeworfenen Frucht seine weitere Ausbildung und Reifung durchmacht.

Ueber die aus der äussersten Endospermzelllage gebildete Testa des reifen Samens, die in Folge des Schutzes, welchen letzterer durch die ihn umhüllende Hartschicht des Nüsschens geniesst, aus ganz zarten Zellen aufgebaut ist, war schon p. 687 die Rede. Aufgefallen ist mir am Endosperm (untersucht an reifen, in Alkohol conservirten Samen) die ausserordentlich grosse Menge von gespeicherten Eiweissstoffen, während Stärke verhältnissmässig spärlich vertreten ist. Es dürfte auch darin eine Anpassung an die parasitische Lebensweise zum Ausdruck kommen. Ein gewisses Minimum an Kohlehydraten wird der Keimling für die Zeit der ersten Lebensregungen bedürfen, nothwendiger aber dürfte ihm vorerst ein grösserer Protoplasmavorrath sein. Denn Kohlehydrate erlangt er aus den Wurzeln seiner an Reservestoffen reichen Nährpflanzen schon durch die ersten Haustorien in genügender Menge, während der Bezug der nöthigen Stickstoff enthaltenden Nährverbindungen anfänglich viel weniger reichlich erfolgen wird und erst nach vollkommenerer Ausbildung des Wurzelsystems sichergestellt sein dürfte.

II. Zur Frage nach der assimilatorischen Leistungsfähigkeit der Halbschmarotzer.

In meiner zweiten Studie war ich bestrebt gewesen, auf Grund des wohlausgebildeten Blattwerkes, das die meisten halbparasitischen

Rhinanthaceen haben, ferner auf Grund vielfacher Kulturerfahrung, welche lehrte, dass die Gattungen *Odontites*, *Euphrasia*, *Alectorolophus* und *Orthantha* ein ausserordentliches Lichtbedürfniss an den Tag legen, entgegen den Ansichten von Gaston Bonnier zu erweisen, dass der vorhandene Assimilationsapparat von diesen Pflanzen auch wirklich ausgenützt wird. Ich war bemüht darzulegen, dass das plastische Material, welches sie zu ihrem Aufbau benöthigen, wesentlich nur auf die eigene assimilatorische Thätigkeit zu setzen sei, der Parasitismus einer *Bartschia*, eines *Alectorolophus (Rhinanthus)* nicht „presque absolu", die Assimilation einer *Euphrasia* nicht „n'est cepedant nulle" sei, wie Gaston Bonnier meinte, sondern dass bei dieser Pflanzengruppe der Parasitismus der Hauptsache nach nur den Bedarf an rohen Nährstoffen zu decken habe.

Die Ausrüstung mit einem wohl entwickelten Blattwerk, mit reichem Chlorophyllgehalt, schien mir von vornherein unverträglich mit der Auffassung, zu der Bonnier auf Grund seiner Versuche gelangt war. Den schon früher citirten Ausspruch von Sachs: „Die blosse Thatsache, dass eine Pflanze grüne Blätter hat, ist ein Beweis, dass sie wenigstens zeitweilig des Tageslichtes bedarf, um Bildungsstoffe für ihr ferneres Wachsthum zu sammeln", hat die bei meinen Kulturen gewonnene Erkenntniss, dass gute Beleuchtung eine wesentliche Bedingung für die Heranziehung dieser Halbparasiten ist, ebenfalls bestätigt. Nur für den Skeptiker blieb zu erweisen, dass dieses Lichtbedürfniss thatsächlich mit der Function der Assimilation zusammenhängt, umsomehr als von Bonnier auf Grund seiner Versuche diese Assimilation, wenigstens für einen beträchtlichen Theil dieser Parasiten, als ganz bedeutungslos, ja nahezu gleich Null erklärt worden war.

Diesen Beweis glaubte ich durch einige einfache Versuche erbracht zu haben, deren Fundament die Sachs'sche Jodprobe bildet. Zufolge des hierbei erzielten Ergebnisses hielt ich mich berechtigt, folgenden Ausspruch zu thun: „Jedenfalls geht aus diesen Versuchen klar hervor, dass bei den genannten grünen Halbschmarotzern, und wohl bei der Mehrzahl derselben überhaupt, ein ganz reger Assimilationsprocess in Thätigkeit ist, und dass Stärkebildung und -Abfuhr in derselben Weise erfolgen, wie, unter für die Assimilation und das Wachsthum günstigen Bedingungen, bei den anderen grünen, nicht parasitischen Pflanzen".

In recht dankenswerther Weise hat sich unabhängig von mir Volkart[1]) mit der gleichen Frage beschäftigt. In seinen „Untersuchungen über den Parasitismus der *Pedicularis*-Arten“ ist eines der bedeutendsten Capitel mit der Frage beschäftigt: „Wird durch den Parasitismus die Assimilationsenergie beeinflusst und in welchem Grade?“ Die Versuche basiren ebenfalls auf der Sachs'schen Jodprobe, sie sind viel zahlreicher als meine, auch die Exactheit der Durchführung ist grösser; so finden sich in den bezüglichen Tabellen auch Luft- und Bodentemperatur für jeden Versuch notirt. Das Ergebniss fasst Volkart in folgender Weise zusammen: „Die Versuche zeigen, dass die Stärkespeicherung der Blätter der untersuchten *Pedicularis*-Arten normal und ohne grosse Abweichung von derjenigen anderer Pflanzen vor sich geht. Eine weitgehende Herabsetzung der Assimilationsthätigkeit durch den Parasitismus, wie sie Bonnier aus seinen Versuchen ableitet, findet bei diesen Arten nicht statt“. Wie man sieht, gelangt Volkart rücksichtlich der Gattung *Pedicularis* wesentlich zu der gleichen Auffassung, wie ich sie allgemein für die grünen, halbparasitischen Rhinanthaceen ausgesprochen hatte.

Meine geäusserten Ansichten hatten aber von Seiten der Kritik, soweit sie mir bekannt geworden, zweimal Beanstandung erfahren. Ich will diese Einwände hier zur Discussion bringen und sie zu widerlegen trachten.

Den einen der Einwände enthält das Referat in der Botanischen Zeitung[2]). Kienitz-Gerloff schreibt: „Ich muss gestehen, dass mich die Ausführungen des Verfassers in diesem Punkte nicht vollständig überzeugt haben. Wenn auch die Assimilationsthätigkeit hinsichtlich der Kohlehydrate zugegeben werden soll, und wenn auch Verf. den Parasiten die Aufnahme plastischen Materials aus den Wirthspflanzen nicht ganz abspricht, so glaube ich doch, dass möglicherweise die Eiweissstoffe hierbei eine grössere Rolle spielen, als Verf. meint. Es ist ja bekannt, dass Pflanzen, denen man kein stickstoffhaltiges Material zuführt, ebenfalls chloroseähnliche Erscheinungen zeigen. Die Frage könnte wohl nur auf Grund specieller Versuche mit Sicherheit entschieden werden“.

1) Dissertation, Zürich 1899.

2) Jahrg. 1899, II. Theil, p. 24.

Man sieht, Kienitz-Gerloff, bestreitet nicht die CO_2-Assimilation und Stärkebildung, aber er bezweifelt, dass die rohen Nährstoffe das Wesentliche bilden, was diese Halbschmarotzer auf dem Wege des Parasitismus beziehen. Zu diessr Auffassung war ich unter anderen durch die Erscheinungen der Chlorose geführt worden, welche bei diesen Parasiten mehr oder minder auftritt, wenn man sie ohne Wirthspflanzen zu ziehen versucht. Kienitz-Gerloff glaubt, die Chlorose könnte der Ausdruck für einen mangelhaften Bezug an stickstoffhaltigem Material sein und meint, dass Eiweissstoffe als solche vielleicht in grösserer Menge aufgenommen würden.

Meiner Auffassung, dass bei den Halbparasiten der Bezug der rohen Nährstoffe die Hauptsache bilde, hat Stahl[1]) vollkommen beigepflichtet. Stahl hat aber auch wesentliche Stützen für dieselbe beigebracht, die, wie ich meine, den Einwand Kienitz-Gerloff's ziemlich vollständig widerlegen. Er stellte zunächst fest, dass in allen Halbschmarotzern reichlich Nitrate nachweisbar seien[2]).

Mit den Haustorien hatte schon ich einige Reactionen mit Diphenylamin-Schwefelsäure vorgenommen, die aber negativ ausgefallen waren. Wie ich mich nach dem Erscheinen der Stahl-schen Schrift überzeugte, gelingt der Nachweis der Nitrate in den Stengeltheilen, eventuell Blättern, wo sich jene eben anhäufen, viel leichter als in den Haustorien. Stengelquerschnitte von *Alectorolophus angustifolius*, von *Pedicularis palustris*, am 6. Juli 1900 geprüft, gaben eine sehr starke Reaction, die Blätter keine oder nur eine schwache. Uebrigens sind die Nitrate auch in den Haustorien nachweisbar, wie ich dies im Sommer 1900 während der schon p. 725 erwähnten Untersuchungen eines meiner Schüler sah. Da nun also feststeht, dass Nitrate von den grünen Halbparasiten reichlich bezogen werden[3]), anderer-

1) Der Sinn der Mycorhizenbildung. Diese Jahrbücher Bd. XXXIV. H. 4 p. 646 und folgende.

2) Hier ist besonders dieser Nachweis von Interesse. Für die Ansicht, dass die grünen Halbschmarotzer in erster Linie Nährsalz-Parasiten sind, ist auch der weitere Nachweis massgebend, dass in dem von diesen Parasiten früh morgens durch die Hydathoden an den Blättern ausgeschiedenen Wasser stets Kalk reichlich nachweisbar ist. Stahl weist darauf hin, dass das Fehlen des Kalkoxalates in den Blättern dieser Parasiten sonach nicht als Beleg für eine geringe Nährsalzaufnahme angesehen werden dürfe.

3) Bezüglich der Kalkausscheidungen vergl. die Ausführungen p. 720.

seits ihnen aber auch assimilirte Kohlehydrate, wie weiterhin abermals nachgewiesen werden soll, in genügender Menge zur Verfügung stehen, so ist wohl als sicher anzunehmen, dass sie mit diesen Materialien, wie andere Pflanzen, die plastischen Stickstoffverbindungen selbstständig erzeugen. Der gelegentliche und meist geringe Gewinne solcher Stickstoffverbindungen durch den Parasitismus erscheint daher für das Gros der Halbschmarotzer als nebensächlich.

Einen zweiten Einwand erhob Möwes in seinem Referate in der Naturwissenschaftlichen Rundschau[1]). In einer Fussnote bemerkt der Referent: „Im Hinblick auf die Untersuchungen Laurent's (vergl. Rdsch. 1899, XIV, 35) scheint dem Ref. durch die Versuche des Herrn Heinricher nicht sicher nachgewiesen, dass die Pflanzen wirklich Kohlenstoff aus der Luft assimilirt hatten". Herr Möwes bezweifelte also, dass die von mir für *Alectorolophus* und *Euphrasia* nachgewiesene Stärkebildung auf die Assimilation von CO_2 zurückzuführen sei. Als wesentlichen Beweis hierfür hatte ich die Thatsache angesehen, dass bei den genannten Parasiten, wie bei anderen grünen, selbstständig sich ernährenden Pflanzen, untertags Stärke reichlich in den Blättern vorhanden war, sie des Nachts hingegen wieder verschwand. Die von Möwes angezogene Arbeit Laurent's war mir zur Zeit der Publication meiner Arbeit nicht bekannt. In der That lassen die daselbst mitgetheilten Thatsachen den Einwurf wenigstens theilweise gerechtfertigt erscheinen. Laurent[2]) hatte zunächst gezeigt, dass die Wurzeln des Mais Glykose und Invertzucker aufnehmen können, und dass diese Stoffe für das Wachsthum der Pflanze Verwendung finden. Später[3]) wies er nach, dass die von den Wurzeln aufgenommene Glykose direct zur Bildung von Stärke in den Pflanzen dienen kann. Keimpflanzen *(Mercurialis, Senecio vulgaris, Tropaeolum, Helianthus)* wurden bis zur völligen Erschöpfung der Reservestoffe des Samens in destillirtem Wasser kultivirt und dann durch Lichtentziehung entstärkt. Hierauf wurden die Wurzeln in eine Glykoselösung getaucht und die Pflanzen hernach in einer der

1) Jahrg. 1899, p. 108.

2) Ueber die Absorption der organischen Stoffe durch die Wurzeln. (Comptes rendus, 1897, T. CXXV. p. 887.)

3) Aufnahme von Kohlehydraten durch die Wurzeln. (Comptes rendus, 1898, T. CXXVII, p. 786.)

Kohlensäure beraubten Atmosphäre dem Sonnenlicht ausgesetzt. Nach fünf bis sechs Stunden, wenn die Temperatur 20° bis 25° erreicht, sind die Blätter reich an Stärke, während Pflanzen, die sich im destillirten Wasser befinden, keine Stärke enthalten.

Durch diese Ergebnisse Laurent's wird Möwes offenbar zu dem Schluss geführt, dass die von mir in den Blättern der Halbparasiten festgestellte Stärke nicht nothwendig aus der CO_2 der Luft gebildet sei, sondern aus, vermittelst der Haustorien den Wirthspflanzen entnommenen Stoffen (Glykose) entstanden sein könnte. Befremdlich erschiene allerdings noch immer die Coincidenz, einerseits vom Vorhandensein oder Fehlen der Stärke in den Blättern, mit dem Wechsel von Tag und Nacht andererseits. Da indess Laurent feststellte, dass im Dunkeln (bei Gegenwart von Glykose) die Gewichtszunahme der Pflanzen geringer ausfällt als im Lichte, und dass diese endlich im Dunkeln, trotz der den Wurzeln dargebotenen Glykose, in ihrer Entwickelung stehen bleiben, und Laurent direct daraus schliesst, „dass die Lichtstrahlen noch für etwas anderes nothwendig seien, als für die Kohlenstoffassimilation“, so kann es begreiflich erscheinen, dass auch der von mir beobachtete Wechsel von Stärkefüllung und -entleerung, parallel gehend dem Wechsel von Tag und Nacht, als noch nicht beweisend für wirklich stattfindende CO_2-Assimilation erscheinen mochte.

Anfänglich war ich ziemlich rathlos, wie diesem Einwand durch das Experiment beizukommen wäre. Ich entschloss mich schliesslich, einen Versuch mit abgeschnittenen Sprossen einer der parasitischen Rhinanthaceen zu machen. Falls mir der Nachweis der CO_2-Assimilation an diesen gelänge, wo die Verbindung mit der Wirthspflanze vollständig aufgehoben war, musste ja der von Möwes gemachte Einwand als vollständig beseitigt erscheinen. Die Hoffnung auf ein Gelingen war übrigens keine besonders grosse, weil ich durch die lange Beschäftigung mit den Rhinanthaceen ihre übergrosse Empfindlichkeit bereits genügend kennen gelernt hatte. Wenige Minuten nach dem Abschneiden eines Sprosses tritt Welken ein; auch eine mit den Wurzeln ausgestochene Pflanze welkte oft während ich beschäftigt war, ein zweites Exemplar meinen Kulturfeldern im Garten zu entnehmen. Diese Empfindlichkeit gegen Transpirationsverluste, das leichte Welken der Rhinanthaceen, haben auch Wettstein[1]) und Stahl[2]) hervor-

1) Monographie der Gattung *Euphrasia*, p. 30.

2) Sinn der Mycorhizenbildung, p. 648.

gehoben, und ich stehe nicht an, die Bonnier'schen negativen Befunde, bei seinen Versuchen gasanalytisch die CO_2-Assimilation der Rhinanthaceen zu bestimmen, auf diese Empfindlichkeit und leichte Alterirbarkeit der abgeschnittenen Sprosse zu schieben. Wahrscheinlich tritt mit dem ersten Beginn des Welkens schon Verschluss der Spaltöffnungen ein, und schon dies mag für die geringe Assimilationsenergie, die Bonnier beobachtet hat, maassgebend gewesen sein. Dazu kommt, dass, wie von Ewart[1]) gezeigt wurde, Aenderungen verschiedenster Art der äusseren Verhältnisse eine Lahmlegung der assimilatorischen Fähigkeiten des Chlorophylls sehr rasch bedingen.

Glücklicherweise hatte ich Kulturen mehrerer *Alectorolophus*-Arten, in denen ausserordentlich kräftige Exemplare standen, im Garten zur Verfügung; so war die Gelegenheit gegeben, mit möglichst intacten Sprossen zu experimentiren und dies liess wenigstens einige Hoffnung auf Erfolg zu. Ich wählte zu den Versuchen den sehr charakteristischen und robusten, im heissen Südgelände der Nordkette oberhalb Innsbruck einheimischen *Alectorolophus ellipticus* Hauskn.

Versuch.

Am 9. Juni 1898, 6 Uhr Abends werden zwei starke, noch nicht blühende Pflanzen am Grunde mit dem von Wasser benetzten Rasirmesser abgeschnitten und mit den Schnittflächen sofort in Wasser getaucht. Die unteren Laubblätter waren schon abgeworfen (die Pflanzen waren zwischen ziemlich dicht stehendem *Phleum pratense* erwachsen), 10—12 Paare gesunder, entwickelter Blätter waren vorhanden. Beide Sprosse wurden dann in den kürzeren Schenkel je einer U-Röhre eingekittet, diese in Stativen festgeklemmt, die Versuchsobjecte in ein ausgeräumtes Erdhaus übertragen und daselbst eines unter einen Verdunkelungs-Recipienten gestellt.

Die beiden Versuchssprosse sollen im Folgenden als Dunkelpflanze einerseits, als Lichtpflanze andererseits bezeichnet werden. Schon am gleichen Abend wurde von jeder Pflanze je eine Blatthälfte zur Jodprobe abgeschnitten. Jene der Dunkelpflanze erwies

---

1) Vergl. Pfeffer „Ueber die vorübergehende Aufhebung der Assimilationsfähigkeit in Chlorophyllkörnern". Berichte der math.-phys Klasse der sächs. Gesellsch. der Wissenschaften, Leipzig 1896.



sich besonders stärkereich, wurde in der Jodlösung kohlschwarz; im durchfallenden Lichte waren die feineren Nerven gar nicht zu verfolgen. Etwas geringer erwies sich der Stärkegehalt der Lichtpflanze.

10. Juni. Die Versuchspflanzen sind turgescent geblieben. Um 9^h früh werden die stehen gebliebenen Hälften der am Vorabend zur Jodprobe entnommenen Blätter zu gleichem Zwecke abgeschnitten. Dunkelpflanze: Die Stärkemenge hat bedeutend abgenommen, das Parenchym schimmert zum Theil gelb durch, die Nervatur ist durchaus verfolgbar. Entstärkt ist das Blatt allerdings noch nicht.

Lichtpflanze: Die Stärkeverminderung ist hier noch auffälliger, aber auch hier ist das Blatt stärkehaltig. Für diese Pflanze liegt die Möglichkeit vor, in den Morgenstunden schon etwas assimilirt zu haben. Zu bemerken ist, dass Zutritt des directen Sonnenlichts zu den Versuchsobjecten erst nach 9 Uhr a. m. erfolgte.

10. Juni 5^h p. m. Von beiden Versuchspflanzen wird je eine Blatthälfte abgeschnitten. Gewählt werden Blätter der gleichen Region, des fünften Blattpaares, unter der Gipfelknospe. Die Jodprobe ergab: Dunkelpflanze: stellenweise ist noch Stärke vorhanden. Lichtpflanze: violette Färbung, gleichmässiger Stärkegehalt mittleren Grades. (Resultat der Assimilation während des Tages.)

11. Juni 9^h a. m. Die basalen Hälften der am Vortage geprüften Blätter werden entnommen. Die Jodprobe ergiebt: Dunkelpflanze: Stärke mangelt vollständig. Die Entstärkung ist nur durch die Verdunkelung vollständig erzielt. Lichtpflanze. Spuren von Stärke.

11. Juni 11^h a. m. Von dem durch Verdunkelung entstärkten Sprosse wird nun der Recipient entfernt und jener wieder dem Lichte exponirt.

12. Juni 9^h a. m. Von beiden Sprossen wird ein Blatt abgeschnitten. Die Blätter erweisen sich beide als stärkefrei.

5^h p. m. Die entsprechenden Paarblätter der Morgens entnommenen, werden von den Sprossen abgetrennt und geprüft. Dunkelpflanze. Das Blatt wird durch die Jodlösung ziemlich tief schwarzbraun, was auf eine relativ bedeutende Menge assimilirter Stärke hinweist, die von der im Dunkeln entstärkten, nun dem Lichte exponirt gewesenen Pflanze neu erzeugt worden ist.

Auch die Blätter des Seitensprosses, der sich während des Versuches entfaltet hat, und der mit dem Tragblatt abgeschnitten wurde, sind mit Stärke erfüllt. Lichtpflanze. Blatt auch stärkehaltig, in geringerem Grade als bei der früher verdunkelten Pflanze.

13. Juni 9^h a. m. Dunkelpflanze (jetzt ohne Verdunkelung). Es wird der Achselspross des gestern Morgens abgeschnittenen Blattes entnommen und der Jodprobe unterworfen. Er erweist sich bis auf die Gipfelknospe frei von Stärke. Der Unterschied zwischen den beiden Sprossen, dem am Abende vorher und dem heute früh geprüften (respective seinen Blättern), ist sehr bemerkenswerth. Der vom Abend, als Resultat der Tagesassimilation, recht reich mit Stärke erfüllt, der vom Morgen, in Folge der nächtlichen Stärke-Auswanderung, ohne Stärke.

17. Juni. Die Versuchssprosse halten sich noch gut, sind turgescent, doch herrscht seit 14. Juni kaltes, trübes Wetter. Trotzdem wird von der ursprünglichen Dunkelpflanze $9^1/_2{}^h$ a. m. das eine Blatt eines Paares, das zweite um 5^h p. m. abgeschnitten.

Befund: Das früh abgeschnittene Blatt war nicht stärkeleer; da und dort wies es einige qmm grosse, nahezu stärkefreie Inseln, die übrigen Partien färbten sich in der Jodlösung braunschwarz. (Für das partielle Vorhandensein von Stärke im Morgens abgeschnittenen Blatte kann die schon oben erwähnte ungünstige Witterung der letzten Tage verantwortlich gemacht werden. Die Temperatur schwankte zwischen $+ 6^0$ und $+ 8^0$ C, und stieg während des Tages wenig; das Wachsthum der vorhandenen Vegetationspunkte war also ohne Zweifel wesentlich herabgesetzt.)

Das Abends 5 Uhr abgeschnittene Paarblatt erbrachte den deutlichen Beweis für eine während des Tages vor sich gegangene Assimilation; es war nach Behandlung mit Jodlösung oberseits homogen blauschwarz gefärbt.

19. Juni. Wetter hell. Von der Lichtpflanze wird $8^1/_2{}^h$ a. m. ein Blatt genommen. Es erweist sich als ziemlich stärkehaltig, es erscheint im oberen Theil und an der rechten Hälfte nach der Behandlung mit Jodlösung schwärzlich. Um 5^h p. m. wird das Paarblatt untersucht. Sein Stärkegehalt erweist sich um bedeutendes höher, das Blatt wird durch die Jodlösung blauschwarz. Somit ein deutlicher Beweis für die während des Tages vor sich gegangene reichliche Assimilation.

20. Juni. Ueber die Lichtpflanze wird um 9^h a. m. ein Papperecipient gestülpt.

22. Juni. Von dieser Pflanze das unterste der vorhandenen Blattpaare um 8½ früh entnommen. Es ist keine Spur von Stärke darin nachweisbar, auch nicht mikroskopisch. Nach Entnahme dieser Blätter wurde der Verdunkelungsrecipient entfernt. In einem Abends 5 Uhr abgeschnittenen Blatte war in den Chlorophyllkörnern ziemlich viel Stärke nachweisbar. Im ganzen war aber feststellbar, dass die Blätter sich jetzt sichtlich dem Absterben nähern. Die Blätter, die während des Versuches sich am Hauptspross entwickelt hatten, und diejenigen der während des Versuches ausgewachsenen Seitenknospen, zeigten auffällig chlorotische Erscheinungen. Nun trat deutlich der Mangel der Verbindung mit der Nährpflanze zu Tage; der unterbundene Bezug von rohen Nährstoffen wird in der chlorotischen und überhaupt unvollkommenen Entwickelung der Blätter deutlich. Der Versuch wurde hiermit nach gut zwölftägiger Dauer abgebrochen.

Ueberblicken wir den Versuch, so können wir ihn als ganz gelungen bezeichnen. Deutlich tritt zwar hervor, dass die beiden verwendeten Sprosse etwas ungleich in ihrer Disposition waren. Der als Dunkelpflanze bezeichnete ergab im ganzen schlagendere Resultate als die Lichtpflanze. Fassen wir das Ergebniss kurz zusammen, so lässt sich sagen:

Es gelang der Nachweis, dass *Alectorolophus ellipticus* (als Beispiel für grüne, halbparasitische Rhinanthaceen überhaupt) in der That einer ganz energischen CO_2-Assimilation fähig ist, indem 1. ein abgeschnittenes Individuum durch Verdunkelung zunächst von dem anfänglich reichlichen Stärkevorrath ganz befreit worden war, durch neuerliche Lichtexposition aber wieder eine ansehnliche Stärkemenge zu erzeugen vermochte. Indem 2. dieses abgeschnittene Individuum fernerhin, dem normalen Wechsel von Tag und Nacht überlassen, einen coincidenten Wechsel von Stärkezunahme und Stärkeabnahme (beziehungsweise Stärkemangel) verfolgen liess.

3. Derselbe Wechsel von Stärkezu- und -abnahme war auch an einem zweiten abgeschnittenen Versuchsexemplar verfolgbar, welches von vornherein nur dem normalen Wechsel von Tag und Nacht überlassen war. Nur spielten sich hier die Processe der Stärkefüllung und -entleerung etwas weniger vollkommen ab. Auch hier gelang es, durch eine gegen den Schluss des Versuches

eingeführte Verdunkelung eine vollständige Stärkeentleerung, und durch darauffolgende Belichtung während eines Tages eine theilweise Stärkefüllung zu erzielen.

4. Die während der Versuchsdauer am Haupt-Vegetationspunkte zugewachsenen Blätter, sowie die der während des Versuches ausgewachsenen Seitensprosse, wurden zum Theil (die späteren) unvollkommen und chlorotisch entwickelt, was auf den durch das Abschneiden der Sprosse bewirkten unterbrochenen Bezug der rohen Nährstoffe hindeutet und als neuerlicher Beweis dafür angesehen werden kann, dass es in erster Linie der Bezug dieser rohen Nährstoffe ist, welchen die grünen Halbschmarotzer durch Einbruch in die Wurzeln der Wirthspflanzen zu erlangen suchen.

Dass die assimilatorische Leistung der Halbschmarotzer in ihrem Ausmaass theilweise nach den einzelnen Arten schwanken wird, ist selbstverständlich. In meinen vorausgehenden Veröffentlichungen wurde ja besonders darauf hingewiesen, und rücksichtlich *Euphrasia* der Beleg auch experimentell erbracht, dass die Ausgeprägtheit des Parasitismus bei den einzelnen Arten eine verschiedene ist. (Für *Alectorolophus* wird ein solcher Beleg noch nachgetragen werden.) Insbesondere wurde gezeigt, dass bei einigen Arten auch normale Wurzelthätigkeit noch ziemlich weitgehend vorkommt, und bei solchen Arten ist die Assimilationsenergie durch den Parasitismus kaum herabgesetzt.

Von vornherein wurde aber indessen von mir auch schon gesagt[1]): „Der Einbruch in die Wirthswurzeln liefert aber auch plastisches Material“. Für das Gros der grünen Halbschmarotzer der Rhinanthaceen ist dieses plastische Material Nebensache; was den Haustorien gelegentlich des Einbruches an solchem Material begegnet, wird aufgenommen, ihr Ziel ist aber die Erschliessung der Leitbahnen für die rohen Nährstoffe.

Indessen wird bei Ansiedelung auf mehrjährigen Wirthspflanzen, welche in Wurzeln und Rhizomen Reservestoffe speichern, der grössere Bezug an solchen eventuell auf den eigenen Assimilationsapparat und -process restringirend wirken. So weist z. B. Volkart nach, dass nach der Entstärkung der Pflanzen, durch Verdunkelung, die Stärkefüllung bei *Pedicularis foliosa* rasch vor

1) Die grünen Halbschmarotzer II, p. 451.

sich geht, bei *Pedicularis recutita* hingegen sich langsamer vollzieht. Volkart[1]) schliesst daraus: „Es darf daher wohl eine geringe Beeinträchtigung der Assimilation durch den Parasitismus bei dieser Art angenommen werden", was mir ganz gut denkbar erscheint.

Eines aber gilt für mich als sicher: solange grünes Laubwerk gebildet wird, solange ist auch ein Assimilationsprocess in Thätigkeit. Die Versuche mit *Tozzia* haben dies bestätigt; wohl ist hier der Assimilationsapparat in Folge des Parasitismus schon deutlich rückgebildet, und die assimilatorische Leistung dementsprechend gesunken; aber noch lange ist sie nicht gleich Null zu setzen.

Für *Tozzia* gilt der für die grünen Halbparasiten der Rhinanthaceen-Reihe aufgestellte Satz: Der Schwerpunkt des Parasitismus liegt darin, dass die rohen Nährstoffe durch Einbruch den Wirthswurzeln entnommen werden — nicht. Meine im zweiten Hefte vermuthungsweise ausgesprochene Ansicht über *Tozzia* hat sich mehr denn bestätigt. *Tozzia* nimmt eine ganz eigene Stellung in der Rhinanthaceen-Reihe ein; sie ist nicht Holoparasit und nicht Hemiparasit, sondern sie ist beides in zeitlicher Folge. Und so wird sie eben zum biologischen Bindeglied zwischen den Halbschmarotzern und der holoparasitischen Gattung *Lathraea*. Als Holoparasit durchläuft sie den grösseren Theil ihres Daseins; da ist sie natürlich gezwungen alles Material zum Aufbau, plastisches und rohes, ihren Wirthen zu entziehen. In der letzten Lebensperiode wird sie Hemiparasit; die Aufnahme plastischer Stoffe, an welche sie von Jugend her gewöhnt ist, wird sie dabei kaum fahren lassen. Im ganzen erscheint aber die Bedeutung des nunmehr aufgenommenen plastischen Materials sehr herabgesetzt, einerseits durch die kurze Dauer dieser Lebensperiode, andererseits durch den Aufschwung, den die Pflanze nimmt, nunmehr selbstthätig plastisches Material zu erzeugen. Der Bezug der rohen Nahrungssäfte wird jetzt zur Hauptsache, denn sonst hätte das Austreiben eines grünen und reichlich beblätterten Sprosses für *Tozzia* keine Bedeutung, könnte die Assimilation nicht in Scene gesetzt werden.

Für *Bartschia* ist die Annahme naheliegend, dass sie, durch Gewöhnung an nahrungsreiche perennirende Wirthe,

---

1) l. c., p. 31.

die ihr neben den rohen Nährstoffen auch plastisches Material reichlicher darbieten, ebenfalls den Uebergang vom Hemiparasitismus zum Holoparasitismus eingeschlagen hat und in dieser Richtung auch weiter fortschreiten wird.

Die Rhinanthaceen leiten sich wahrscheinlich alle von annuellen Stammformen ab. Der Wettbewerb um die rohen Nährstoffe hat den Parasitismus eingeleitet, der zunächst nur auf diese abzielte. Die Gewöhnung an mehrjährige, in Rhizomen und Wurzeln Reservestoffe speichernde Wirthspflanzen dürfte die Triebfeder gewesen sein, welche einerseits aus den annuellen Rhinanthaceen zunächst mehrjährige (*Pedicularis*-Arten, *Tozzia*), dann endlich perennirende Pflanzen (*Bartschia*, wahrscheinlich etliche *Pedicularis*) erstehen liess, und andererseits den Hemiparasitismus allmählich zum Holoparasitismus fortschreiten machte.

III. Zusammenfassung der wichtigeren Ergebnisse.

Die Keimung der Samen von *Bartschia alpina* erfolgt im Frühjahre, doch bedarf der Same eines längeren Liegens im Boden, wie das Gleiche auch für *Euphrasia* und *Alectorolophus* ermittelt wurde.

Ein Anreiz durch ein lebendes Nährobject (Wirthswurzel) ist nicht nothwendig.

Die Kotyledonen werden oberirdisch entfaltet. Schon nach Entwickelung des ersten Laubblattpaares erscheint in der Achsel des einen Keimblattes eine Knospe; sie ist dazu bestimmt, den Erneuerungstrieb in der zweiten Vegetationsperiode zu bilden, da die Hauptachse, welche 8—10 Laubblätterpaare bis ans Ende der ersten Vegetationsperiode producirt, danach bis oberhalb der Kotyledonen und der Erneuerungsknospe abstirbt.

Haustorien finden sich schon an den Wurzeln junger Keimlinge mit eben entfalteten Keimblättern.

Die Erneuerungsknospe treibt im Frühjahre den Laubtrieb für die zweite Vegetationsperiode, einen Spross, je nach der Stärke der Individuen, von 10—30 Blattpaaren.

In den Achseln der untersten Blätter dieses Sprosses entstehen frühzeitig Achselknospen (wieder je nach der Stärke der Exemplare wechselnd 1—4), die normaler Weise die Erneuerungstriebe für das dritte Vegetationsjahr zu bilden haben. Geht durch Zufälligkeiten der Laubtrieb während des zweiten Sommers zu Grunde, so bilden sich ein paar der Erneuerungsknospen noch innerhalb der laufenden Vegetationsperiode zu Laubtrieben aus.

Nur langsam erstarken die Pflanzen; zur Blüthe sind in den Kulturen solche, die im Vorjahre in der vierten Vegetationsperiode standen, noch nicht gelangt, obwohl sie kräftige Laubtriebe bis zu 24 cm Höhe besassen. Dieses Jahr, im fünften, zeigten zwei Triebe Blüthenknospen angesetzt, die jedoch obliterirten. Kräftig ernährte Pflanzen dürften demnach im fünften, vielleicht im vierten Jahre zur Blüthe gelangen.

Irrig ist das von anderer Seite für *Bartschia* angegebene Vorkommen besonderer unterirdischer und besonderer oberirdischer Sprosse. So wie bei der Hauptachse, ist bei jedem Spross ein Theil persistent, der andere annuell; jeder Spross ist partiell unterirdisch, nimmt, soweit er dies ist, an der Rhizombildung theil und perennirt; partiell ist er oberirdisch, ein Laubtrieb, und dieser Theil nur annuell. Es giebt bei *Bartschia* keine Knospen mit unbegrenztem Wachsthum (Hovelacque). Die Folge der Sprossglieder ist unbegrenzt, so lange ein Stock lebt; jedes Jahr kommen Sprosse neuer Ordnung aus dem Rest (oder den Resten) des perennirenden Theiles des vorausgegangenen Sprosses. Der oberirdische, Laubblätter tragende Theil der Sprosse bildet keineswegs immer Blüthen; durch Jahre ist derselbe nur vegetativ. Erst an der älteren erstarkten Pflanze kommt es bei der Mehrzahl zur Blüthenbildung.

Manche Erneuerungstriebe gestalten sich ausläuferartig und können unterirdisch mehr als spannelang verlaufen. Zwischen den ziemlich gestreckten Internodien tragen diese Sprosse häufige Niederblätter, wie solche allgemein an den perennirenden, basalen Sprosspartien auftreten, um am annuellen oberirdischen Trieb nach und nach in Laubblätter überzugehen. Die ausläuferartigen

Triebtheile vermögen aus den Knoten Wurzeln zu entsenden, und können daher auch zu selbstständigen Pflanzen werden.

Dass für *Bartschia* der Parasitismus absolut nothwendig sei, dafür sprechen: die schon in den ersten Entwickelungsstadien stattfindende Haustorienbildung, sowie, dass solche stets reichlich nachweisbar sind; ferner der vollkommene Mangel von Wurzelhaaren, vor allem aber folgende Thatsachen:

Keimpflänzchen, die ohne Wirth aufwachsen, leben zwar jedenfalls mehrere Monate und bilden zehn und mehr Blättchenpaare, doch unterbleibt die Bildung einer Erneuerungsknospe aus der Achsel eines der Kotyledonen, welche Knospe bei mit Wirth kultivirten Pflänzchen schon während der Bildung des ersten Laubblätterpaares sichtbar wird. Solche wirthlos kultivirte Pflänzchen gehen also jedenfalls nach der ersten Vegetationsperiode zu Grunde. Auch der Versuch, einen im Herbste freipräparirten alten *Bartschia*-Stock ohne Wirth zu kultiviren, misslang. Wohl trieb derselbe im Frühjahr einen kurzen Laubspross, war also über Winter am Leben geblieben und konnte dasselbe auf Kosten der vorhandenen Reservestoffe bethätigen; doch bald stellte der Spross sein weiteres Wachsthum ein und begannen seine Blätter abzusterben.

Die Frage nach den Wirthen ist noch nicht genügend sichergestellt. Wahrscheinlich findet keine speciellere Wirthsauswahl statt; Haustorien treten auf Wurzeln monokotyler und dikotyler Pflanzen auf. Mit Rücksicht auf die Standorte ist eine häufigere Ausnützung monokotyler Wirthe wahrscheinlich, und der langsame Entwickelungsgang und das Perenniren weisen auf mehrjährige Wirthspflanzen in erster Linie hin.

Sowohl der anatomische Bau, als die Ergebnisse der Sachs'schen Jodprobe sprechen dafür, dass *Bartschia* noch recht assimilationstüchtig ist und es sich bei ihr wie bei *Euphrasia* und *Alectorolophus*, und bei der Mehrzahl der Rhinanthaceen überhaupt, hauptsächlich um die Beschaffung der Nährsalze durch den Parasitismus handle. Das Parasitiren auf perennirenden Pflanzen dürfte aber

auch zur Aufnahme erheblicherer Mengen plastischen Materials aus den Wirthen Veranlassung geben.

Engere Beziehungen weist *Bartschia* mit *Lathraea* auf. Beide zeichnen sich durch ihren langsamen Entwickelungsgang aus. Beide haben als Individuen eine unbegrenzte Entwickelungsfähigkeit, die unter den Rhinanthaceen nur noch einigen *Pedicularis*-Arten vielleicht zukommt. Zwischen beiden finden sich ferner engere morphologische Beziehungen; der Aufbau des *Lathraea*-Rhizoms ähnelt sehr dem von *Bartschia*, die Unterschiede sind wesentlich dadurch bedingt, dass erstere Holo-, letztere Hemiparasit ist. Noch enger werden die Beziehungen zwischen *Bartschia alpina* und der *Lathraea Clandestina*. Beide haben an ihren Rhizomen deutlich sichtbare Internodien; beide haben das Vermögen, aus den Knoten Wurzeln zu treiben und in Folge dessen abgetrennte Rhizomstücke zu individualisiren. Kurz, *Bartschia* ist eine morphologisch mit *Lathraea* nächst verwandte Rhinanthaceen-Gattung, insbesondere ist es unschwer, sich *Lathraea Clandestina* von einer *Bartschia*, oder einer dieser doch ähnlichen Pflanze, abgeleitet vorzustellen.

Die Entwickelung des oberirdischen Triebes von *Tozzia* verläuft sehr rasch und seine Lebensdauer umfasst nicht viel mehr als Monatsfrist. *Tozzia* bildet keine Kapseln (Literatur), sondern die Früchte sind Nüsschen; sie fallen grün und vom Kelche, der aus noch vollkommen lebenskräftigen Zellen besteht, umgeben und ohne sich geöffnet zu haben ab. Eine Samenentleerung findet überhaupt nicht statt, sondern die Samen keimen innerhalb der Früchtchen.

In dem sich ablösenden Früchtchen haben die Samen ihre Reife noch nicht erreicht, der Reifungsprocess vollzieht sich erst in den abgeworfenen Nüsschen.

Der Fruchtknoten enthält vier Samenanlagen; ausgebildet werden nur ein bis zwei Samen.

Die glatte Testa des reifen Samens wird nur von der äussersten Endospermzelllage gebildet. Diese Testa ist zart und für Schutzzwecke gar nicht eingerichtet. Den Schutz der Samen übernimmt die restirende Hartschicht der Nüsschen, deren zarte Gewebe, nach längerem Liegen

im Boden, verschwunden sind. Der Embryo von *Tozzia* ist gut differenzirt, aber doch der kleinste innerhalb der Halbparasiten der Rhinanthaceen-Reihe. Es steht *Tozzia* darin der holoparasitischen *Lathraea* am nächsten, deren Embryo allerdings noch um die Hälfte kleiner ist als jener von *Tozzia*.

Die Keimung der Samen erfolgt unterirdisch, innerhalb der restirenden Hartschicht der Nüsschen. Durch einen Spalt der beiden Klappen wird die Keimwurzel hervorgeschoben, die, sich rasch verzweigend, ein relativ reiches Wurzelsystem bilden kann, dessen Glieder sich mittels zahlreicher Haustorien an Wirthswurzeln befestigen. Die Plumula des Keimlings bleibt durch längere Zeit noch im Nüsschen geborgen.

Die Hartschicht des Nüsschens bietet einen vortrefflichen Schutz für die Plumula des jungen Keimlings, der diesen Panzer erst abstreift, wenn er ihm zu eng geworden.

Tozzia beginnt ihren ersten Entwickelungsgang also unterirdisch; sie ist die einzige grüne *Rhinanthaceae*, welche ihre Kotyledonen nicht über den Boden schiebt und ergrünen lässt, sondern als Holoparasit ihren Lebensweg antritt; so nähert sie sich biologisch am meisten *Lathraea*.

Die Samen von *Tozzia* bedürfen zu ihrer Keimung aber auch eines chemischen Anreizes durch ein geeignetes Nährobject, eine Wirthswurzel. *Tozzia* verhält sich diesbezüglich also so wie *Orobanche* und wie *Lathraea*; sie ist die einzige unter den grünen parasitischen Rhinanthaceen, die eines solchen Anreizes zur Keimung bedarf. Die biologische Annäherung an *Lathraea* tritt auch in diesem Momente klar hervor.

Die Keimung der *Tozzia*-Samen kann schon in dem Jahre der Samenreife erfolgen. Nach den bisherigen Ergebnissen stimmen damit überein die Samen der mehrjährigen Rhinanthaceen (ausgenommen *Bartschia*?), während die der annuellen erst in dem der Reife folgenden Jahre keimen.

Weitere Entwickelungsstadien der *Tozzia*, aus ihrer unterirdischen, holoparasitischen Entwickelungsphase, wurden zunächst durch Ausgrabungen an ihrem natür-

lichen Standorte gewonnen. Sie waren in verschiedensten Grössen vorhanden; die grössten hatten einen rhizomartigen Spross bis zu 1½ cm Länge entwickelt. In allen Fällen waren nur die charakteristischen Niederblätter der *Tozzia* nachweisbar (soweit die Grabungen nach der Blüthezeit vorgenommen wurden).

Durch Kultur gelang es, eine 10—12 Monate alte Pflanze zu erziehen, und der Vergleich des Grössenverhältnisses dieser und des rhizomartigen Theiles bereits blühender Individuen berechtigt zu dem Schlusse, dass *Tozzia* jedenfalls häufig schon im zweiten Jahre nach der Keimung blühreif wird.

Durch Druckverhältnisse in der Topfkultur wurden zufällig auch pathologische Pflanzen erzogen, bei denen eine oder gar zwei Blattzeilen der normal in decussirter Stellung angeordneten Blätter obliterirt waren.

In künstlicher Kultur wurde *Tozzia* auf *Alchemilla vulgaris*, *Rumex alpinus*, *Ranunculus lanuginosus*, das eine Mal fraglich, ob auf einer *Graminee* oder *Medicago lupulina*, als Wirthspflanzen zur Entwickelung gebracht. Eine Wirthsauswahl, soweit solche nicht der Standort mit sich bringt, ist nicht anzunehmen. Besonders geeignet als Wirthe dürften ausdauernde, nahrungsreiche Pflanzen, vor allem dikotyle Stauden, sein.

Die Angaben, dass *Tozzia* perennirend sei, sind falsch. Der rhizomartige Theil ist nie verzweigt und geht stets in die Hauptachse des Laubtriebes unmittelbar über. Alle Seitenachsen, die zum Theil nur dem Laubtrieb (schwächere Pflanzen), zum Theil auch den oberen Niederblättern des Rhizoms entsprossen, werden zu Laubtrieben. Die ersten Niederblätterpaare haben nie Seitenknospen. Das *Tozzia*-Individuum ist seiner Entwickelung nach wohl mehrjährig, es blüht aber nur einmal und geht dann zu Grunde.

Der rhizomartige Spross der sich noch rein parasitisch ernährenden Pflanze kann im Boden in jeder beliebigen Lage wachsen, denn in dieser Phase ist er für die Schwerkraft vollständig unempfindlich; sobald jedoch die Bildung des Laubsprosses beginnt, zeigt sich auch ausgeprägter negativer Geotropismus.

Tozzia ist durch die überwiegende Zeit ihres Lebens Holoparasit; die halbparasitische Phase durchläuft sie im Zeitraum weniger Wochen, während erstere zumeist etwas weniger als zwei Jahre umfassen dürfte.

Die assimilatorische Leistung der *Tozzia* steht gegenüber jener der anderen grünen parasitischen Rhinanthaceen jedenfalls zurück; damit im Zusammenhange steht die Rückbildung des Assimilationsparenchyms in ihren Laubblättern (Mangel ausgeprägter Palissaden) und das geringere Lichtbedürfniss. Noch ist die assimilatorische Leistung aber nachweisbar (Sachs'sche Jodprobe). Ihr scheint jenes plastische Material wesentlich zu entstammen, das für die Fruchtbildung benöthigt wird, während die Bildung des Laubtriebes und auch die Anlage der Blüthen noch auf Kosten der parasitisch erworbenen Baustoffe erfolgt. Die Qualität der durch Parasitismus gewonnenen Stoffe wird sich bei *Tozzia* auch in der halbparasitischen Phase nicht ändern. Wie sie als Holoparasit, während ihres unterirdisch verbrachten Lebensabschnittes, alles zum Aufbau nöthige Material dem Parasitismus verdankt, und also sowohl plastische Baustoffe als auch die rohen Nährsalze auf diesem Wege bezieht, so werden auch in der Phase ihres Laubtriebes die Saugorgane noch beiderlei Stoffe weiter aufnehmen. Diese Periode, in der sie in der Tracht den Hemiparasiten der Rhinanthaceen gleich zu sein scheint, ist nur durch das Hinzutreten eigener Assimilationsarbeit zum Parasitismus charakterisirt, und durch die grössere Bedeutung, welche in ihr der Bezug der rohen Nährstoffe (Haloparasitismus) gegenüber demjenigen plastischen Materials gewinnt. Der Erwerb roher Nährstoffe ist ja Bedingung zur Actionsfähigkeit des Chlorophylls.

Für diese Aufnahme roher Nährstoffe spricht die leichte Nachweisbarkeit von Nitraten im Laubtrieb der *Tozzia*.

Tozzia scheint der Nachkomme einer annuellen *Rhinanthaceae* zu sein, der in Folge partiellen Holoparasitismus einen langsamen, mehrjährigen Entwickelungsgang sich angeeignet hat, der aber, wie die einjährigen Rhinanthaceen, nur einmal zur Bildung eines Reproductions-

triebes schreitet. Diese Stammform ist vielleicht *Melampyrum*, oder eine dieser Gattung ähnliche *Rhinanthaceae* gewesen.

Die Lathraeen könnten von einer der *Tozzia* ähnlichen Stammform abgeleitet werden, die zu einer perennirenden Pflanze geworden war. Den Ausgang müsste eine *Lathraea*-Art gebildet haben, die habituell an unsere *Squamaria* erinnert und wie *Tozzia* viereiige Fruchtknoten besessen hätte. Von dieser könnte einerseits durch Variation, welche die Frucht zunächst betraf, unsere *Squamaria* mit den vieleiigen Placenten entstanden sein, andererseits, durch eine Variation, welche die Ausbildung des Rhizoms betraf (Streckung der Internodien, Fähigkeit zur Adventivwurzelbildung), unsere *Lathraea Clandestina*.

Der monophyletische Ursprung der Gattung *Lathraea* ist indess zweifelhaft. Für *Lathraea Clandestina* liesse sich auch auf einen der *Bartschia* ähnlichen Vorfahren schliessen, während *L. Squamaria* eher von *Tozzia* ableitbar ist.

Jedenfalls ist die Zugehörigkeit von *Lathraea* zu den Rhinanthaceen sichergestellt, so wie, dass *Bartschia* und *Tozzia* ihre nächsten Verwandten sind. Ein Bild des Entstehungsganges aus einer dieser Arten, zur Versinnlichung der phylogenetischen Beziehungen, ist unschwer zu entwerfen.

Eiweisskrystalle in den Zellkernen sind bei *Tozzia* sehr verbreitet; sie wurden auch in den Zellen der Köpfchendrüsen beobachtet, in denen sie bei *Lathraea Squamaria* weder von Radlkofer noch von mir, wahrscheinlich wegen ungenügender Fixirung, festgestellt werden konnten. Eiweisskrystalle im Plasma wurden nicht beobachtet.

Die Schilddrüsen werden als Hydathoden aufgefasst. Wasserausscheidung an den drüsentragenden Partien der Blattunterseiten wurde bei, unter Glasglocken gebrachten, kultivirten Exemplaren von *Bartschia alpina* und *Alectorolophus angustifolius* beobachtet.

Der Hydathodenapparat von *Tozzia* ist besonders vollendet ausgestaltet. Die Speichertracheïden, die unterhalb der drüsentragenden Blattpartien durch Metamorphose von Mesophyllzellen entstehen, werden als Hilfs-

apparat der Drüsen aufgefasst. Die Speichertracheïden sind auch hier Wasserbehälter; aber nicht als für die Reserve wichtiges Material (wie sonst meist) wird das Wasser in ihnen gesammelt, sondern um eine Erfüllung der Intercellularräume mit Wasser zu verhüten, wird es in den Speichertracheïden, die hier gewissermaassen als Stauwerk dienen, untergebracht, wenn die wasserausscheidenden Organe, die Hydathoden, nicht schnell genug arbeiten sollten.

Zur Zeit, da die Früchtchen von *Tozzia* grün abfallen, ist die Fruchtwandung in eine noch nicht fertiggestellte Hartschicht und ein mächtiges Speichergewebe differenzirt. Die Carpell-Aussenepidermis ist gleichfalls zur Stoffspeicherung adaptirt und bildet mit dem übrigen Speichergewebe eine Einheit. Dieser Functionswechsel der Epidermis wird dadurch erklärlich, dass die Schutzfunction für das Nüsschen der demselben eng anliegende Kelch übernimmt.

Eine parallele Erscheinung liefert die Testa der reifen *Tozzia*-Samen. Diese besteht nur aus der äussersten Endospermschicht, deren Zellen aber ebenfalls ganz zart — und zu Schutzzwecken nicht ausgerüstet — erscheinen, dagegen an der Stoffspeicherung mitbetheiligt sind. Den Schutz des Samens übernimmt eben die restirende Hautschicht der Nüsschen, innerhalb welcher der *Tozzia*-Same keimt.

In meinen vorausgegangenen Veröffentlichungen über die grünen Halbschmarotzer suchte ich zu erweisen, dass für das Gros derselben (Rhinanthaceen) der Parasitismus wesentlich nur die rohen Nährstoffe zu besorgen habe, sie also Haloparasiten (Stahl) seien. Kienitz-Gerloff hat demgegenüber der Meinung Ausdruck gegeben, dass von diesen Parasiten vielleicht vorgebildete Eiweissstoffe in grösserer Menge aufgenommen würden. Diesen Einwand halte ich durch den, zunächst von Stahl, dann hier auch von mir erbrachten Beweis widerlegt, dass in den fraglichen Parasiten Nitrate mit Leichtigkeit nachzuweisen sind. Da diese und andererseits Kohlehydrate in genügender Menge vorhanden sind, so ist wohl anzunehmen, dass die grünen Halbschmarotzer mit diesen Materialien, wie

andere Pflanzen, die plastischen Stickstoffverbindungen selbstständig erzeugen. Der gelegentliche und meist geringe Gewinn solcher Stickstoffverbindungen durch den Parasitismus erscheint daher nebensächlich.

Die Bedenken, welche von anderer Seite gegen die von mir vertretene Ansicht, dass die grünen Halbschmarotzer zumeist noch recht assimilationsfähig seien, und gegen meine diesbezügliche Beweisführung vorgebracht worden waren, glaube ich durch folgendes zu beheben: 1. Ein abgeschnittenes Individium von *Alectorolophus ellipticus* wurde zunächst durch Verdunkelung von dem anfänglich reichlichen Stärkevorrath ganz befreit, vermochte aber nach neuerlicher Lichtexposition wieder eine ansehnliche Stärkemenge zu erzeugen. 2. Dieses abgeschnittene Individuum liess fernerhin, dem normalen Wechsel von Tag und Nacht überlassen, einen coincidenten Wechsel von Stärkezunahme und Stärkeabnahme (beziehungsweise -mangel) verfolgen. 3. Die während der Versuchsdauer hinzugewachsenen Blätter wurden unvollkommen und chlorotisch entwickelt, was auf den durch das Abschneiden bewirkten unterbrochenen Bezug der rohen Nährstoffe hindeutet, und neuerlich darthut, dass es wesentlich diese sind, welche die grünen Halbparasiten durch den Einbruch in die Wurzeln ihrer Wirthspflanzen zu erlangen streben. Für *Tozzia* gilt dies allerdings nicht. *Tozzia* nimmt eine ganz eigene Stellung in der Rhinanthaceen-Reihe ein; sie ist nicht Holoparasit und nicht Hemiparasit, sondern sie ist beides in zeitlicher Folge. Und so wird sie eben zum biologischen Bindeglied zwischen den Halbschmarotzern und der holoparasitischen Gattung *Lathraea*. (Dass sie es gleichzeitig phylogenetisch ist, wurde schon früher hervorgehoben.)

Bartschia dürfte ebenfalls den Weg zum Holoparasitismus betreten haben. Jedenfalls bezieht sie von ihren meist perennirenden Wirthspflanzen neben den Nährsalzen auch plastisches Material in ergiebigerem Maasse.

Die Rhinanthaceen leiten sich vermuthlich alle von annuellen Stammformen ab. Der Wettbewerb um die rohen Nährstoffe hat den Parasitismus eingeleitet, der zunächst nur auf diese abzielte. Die Gewöhnung an mehr-

jährige, in Rhizomen und Wurzeln Reservestoffe speichernde Wirthspflanzen dürfte die Triebfeder gewesen sein, welche aus den annuellen Rhinanthaceen einerseits mehrjährige (*Pedicularis*-Arten, *Tozzia*), dann endlich perennirende Pflanzen (*Bartschia*, *Lathraea*, wahrscheinlich auch einige *Pedicularis*) erstehen liess, und andererseits den Hemiparasitismus allmählich zum Holoparasitismus fortschreiten machte.

Innsbruck, 9. März 1901.

Figuren-Erklärung.

Tafel XVI.

Figuren 1—5 *Bartschia*, Figur 6 *Tozzia*.

Die Figuren 1—5 sind photographische Reproductionen nach den in Alkohol aufbewahrten Originalobjecten, Figur 6 nach einem Präparate.

Figur 1. Keimpflanze nach Entfaltung des ersten Laubblätterpaares, zweifach vergrössert. In der Achsel des einen Kotyledo ist eine Knospe angelegt, die bestimmt ist, zum Erneuerungstrieb des nächsten Jahres auszuwachsen.

Figur 2. Pflanze am Ende der ersten Vegetationsperiode (12. October), zweifach vergrössert. Die noch erhaltene Hauptachse trägt am Grunde die Erneuerungsknospe für die nächste Vegetationsperiode.

Figur 3. Zwei einjährige Pflanzen, zweifach vergrössert. Die Hauptachse ist abgestorben; ihre Reste sind bei der unteren Pflanze noch erhalten. Die Ersatzknospe entfaltet sich zum Laubtrieb.

Figur 4. Eine stärkere Pflanze am Ende der zweiten Vegetationsperiode, in natürlicher Grösse. Am Grunde vier Knospen, welche die Erneuerungstriebe in der dritten Vegetationsperiode gebildet hätten.

Figur 5. Aeltere, blühreife Pflanzen, freipräparirt am 4. October 1900, in nicht ganz halber Grösse wiedergegeben. Die vier Laubtriebe hatten alle mit Blüthenständen abgeschlossen; k = die noch stehen gebliebenen Kapseln. Die Laubblätter sind abgeworfen. x = rhizomartiger Sprosstheil. xI xII xIII = Erneuerungstriebe für die nächste Vegetationsperiode. kn = Region der Knospenschuppen, welche die Laubknospe des Erneuerungstriebes decken; oberhalb dieser stirbt der Trieb nach vollendeter Vegetationsperiode ab. r = Rest eines vorjährigen Laubtriebes. zI = ausläuferartiger Erneuerungstrieb, bekleidet mit Niederblattschuppen. w = eine starke Wurzel. Genaueres im Texte.

Figur 6. Fruchtknotenquerschnitt von *Tozzia*, die vier Samenanlagen zeigend. Vergr. 64.

Tafel XVII.

Alle Figuren sind photographische Reproductionen der in Alkohol aufbewahrten Originalobjecte und betreffen, ausser den Figuren 10 und 11, *Tozzia alpina*.

Figur 1. Frucht (Nüsschen), wie es grün, vom Kelche umgeben, abgeworfen wird. Vergr. 2.

Figur 2. Nüsschen nach längerem Liegen im Boden. Die äusseren zarten Gewebeschichten sowie der Kelch sind nun verwest, nur die Hartschicht ist, den Samen umschliessend, übrig geblieben. Vergr. 4

Figur 3. Aus der Hartschicht des Nüsschens herauspräparirte Samen; einer zum Theil noch von Resten der Hartschicht umgeben. Vergr. 2.

Figur 4. Keimling mit bereits reich entwickeltem Wurzelwerk. Die Plumula ist noch in der Hartschicht des Nüsschens geborgen, aus welchem zuerst nur die Hauptwurzel hervorbricht. An den Wurzeln des Keimlings schon reichlich Haustorien, links haftet ein solches einem Stück der Wirthswurzel an (es empfiehlt sich, die kleineren Bilder mit der Lupe zu betrachten; es tritt dann noch manches Detail zu Tage). Vergr. 2,5.

Figur 5. Jüngerer Keimling als in Figur 4, dessen Plumula noch im Nüsschen und weiter in der Testa und den Endospermresten steckte. Aus der Testa ist der Keimling während des Kochens in Alkohol herausgeschlüpft. Figur 5*a* zeigt daher den Keimling mit Plumula. Die Kotyledonen sind unterscheidbar. Figur 5*b* ist die dazugehörige Testa, an der man den Nabelfleck und das Loch unterscheidet, durch welches die Plumula herausgeschlüpft war. Vergr. 2,08.

Figur 6. Keimling auf gleicher Entwickelungsstufe, wie der in Figur 5, nur sind seine Wurzeln kräftiger und gedrungener und zeigen jede bereits eine Haustorialanschwellung. Vergr. 4,3.

Figur 7. Ein etwas älterer Keimling als die in den Figuren 5 und 6 dargestellten. Die Hartschicht des Nüsschens wurde wegpräparirt, hingegen steckt die Plumula noch in der Testa, deren Nabelfleck gut sichtbar ist. An den Wurzeln Haustorien. Vergr. 2,6.

Figur 8. 8*a*. Keimling von ähnlicher Entwickelungsstufe wie der in Figur 4. Die Plumula war noch im Nüsschen geborgen, dessen Schale aber abpräparirt wurde. Hauptwurzel nicht intact, an den Nebenwurzeln mehrere Haustorien. Vergr. 4,3. Figur 8*b*. Die Plumula des gleichen Keimlings in etwas anderer Lage aufgenommen. Man sieht, dass ausser den Kotyledonen auch schon weitere Blätterpaare vorhanden sein müssen. Vergr. 5.

Figur 9. Enthält drei am natürlichen Standort ausgegrabene Entwickelungsstadien aus der unterirdisch, holoparasitisch verbrachten Lebensphase der Pflanze. Auch beim jüngsten dieser Stadien war die Testa und die Schale des Nüsschens von der Plumula bereits abgestreift. Natürliche Grösse.

Figur 10. Junges Pflänzchen von *Lathraea Squamaria* (2—3 Monate alt`, das am natürlichen Standorte ausgegraben wurde (Betrachtung mit Lupe empfehlenswerth). Natürliche Grösse.

Figur 11. Junge *Lathraea Squamaria*, ca. 9 Monate alt, aus künstlicher Kultur. Mit der Lupe betrachtet, werden die Haustorien an den Wurzeln, welche letzteren oberhalb einer Wirthswurzel streichen, erkennbar. Natürliche Grösse.

Figur 12. Aeltestes bisher in künstlicher Kultur erzogenes Entwickelungsstadium der *Tozzia*. Der Spross ist von den decussirt stehenden, chlorophyllfreien Niederblattschuppen bedeckt, die allein *Tozzia* während ihrer unterirdisch verbrachten, rein parasitischen Periode besitzt. Die abgebildete Pflanze ist 10—12 Monate alt; der Vergleich mit dem rhizomartigen Theil blühender Pflanzen lässt schliessen, dass jene in der nächsten Vegetationsperiode blühreif geworden wäre. Natürliche Grösse.

Figur 13. Zwei ähnliche Entwickelungsstadien aus künstlicher Kultur, wie das in Fig. 12 abgebildete. Beide sind abnorm entwickelt. In Folge Pressung durch die Wandung des Kulturtopfes verkümmerten bei dem einen eine, bei dem andern zwei Geradzeilen von Blättern. Die obere der in der Figur dargestellten Pflanzen (sie war im Absterben, die Wurzeln waren schon abgefault) hat drei Geradzeilen, doch ist die dritte aus kleineren Niederblattschuppen gebildet als die andern, und erscheint nach vorn verschoben (links in der Figur); die untere hatte nur zwei Geradzeilen ausgebildeter Blätter, die beiden anderen waren obliterirt. Der Spross dieser Pflanze sah so aus, wie ein diagonal halbirter, normaler, von gleicher Entwickelungsstufe. Natürliche Grösse.

Figur 14. Im Freien (October 1900) ausgegrabene Pflanze, die sicher im nächsten Jahre den Laubtrieb ausgebildet hätte. Natürliche Grösse.

Figur 15. Untere Hälfte einer schwächeren Pflanze, die in Blüthe gestanden war. Seitensprosse fehlen am rhizomartigen Theil, erst höher oben, aus der Achsel von Blättern, die zum Theil Uebergangsbildungen zwischen Niederblatt und Laubblatt darstellen, sind solche entwickelt. Man beachte, dass in dieser unteren Partie des Laubtriebes die Blätter nicht paarweise gestellt, sondern beträchtlich auseinandergerückt sind. Verkleinert im Verhältniss 5 : 9.

Figur 16. Schwächere Pflanze, den Laubspross treibend. Verkleinert im Verhältniss 5 : 9.

Figur 17. Stärkere Pflanze auf gleicher Entwickelungsstufe wie jene in Figur 16. Hier wie dort ist das Umgeschlagensein des Blattrandes der Laubblätter, welches bei diesen in der Knospenlage, bei den Niederblättern dauernd herrscht, gut ersichtlich. Seitensprosse entwickeln sich hier nicht nur aus der Achsel der tieferen Blätter des Laubsprosses, sondern sie kommen auch aus jenen der oberen Rhizomschuppen hervor. Verkleinert im Verhältniss 5 : 9.

Figur 18. Zwerghafte Pflanze, im Begriffe zum Laubspross auszuwachsen. Natürliche Grösse.

Ueber Merogonie und Befruchtung.

Von

Hans Winkler.

Mit 3 Textfiguren.

I. Merogonie bei *Cystosira.*

Schon O. und R. Hertwig hatten bei ihren ersten Untersuchungen „über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien“ (887) beim Seeigelei die interessante Erscheinung beobachtet, dass durch Schütteln abgesprengte kernlose Eibruchstücke „in Meerwasser noch eine gewisse Lebensfähigkeit geraume Zeit bewahren und dass die Spermatozoen sich in dieselben nicht minder als in die intacten Eier einbohren“ (p. 226). In diesen so befruchteten Eistücken liess sich ein lebhafter Furchungsprocess beobachten. Boveri (889, 895) gelang dann der Nachweis, dass sich solche kernlose Eifragmente von genügender Grösse bei monospermer Befruchtung und unter günstigen Bedingungen zu Zwerglarven entwickeln, welche in ihrem Aussehen und in ihrer Lebensfähigkeit mit den normalen Larven vollkommen übereinstimmen. Ganz neuerdings wurden diese Versuche von Delage (898, 899 I u. II) wieder aufgenommen, für Seeigel bestätigt und auf einen Anneliden (*Lanice conchylega*) und ein Mollusk (*Dentalium entale*) ausgedehnt. Bei der grossen theoretischen Wichtigkeit dieser Thatsachen schien es mir erwünscht, zu versuchen, ob auch bei Pflanzen Merogonie möglich ist.

Nach einigen Vorversuchen im vorigen Jahre glaubte ich in *Cystosira barbata,* einer Fucacee, ein geeignetes Material gefunden zu haben. Auf den ersten Blick scheint das zwar nicht so, da die Eier dieser Pflanze relativ klein (ca. 0,09 mm im Durchmesser) und wegen ihres reichen Chromatophorengehaltes ziemlich undurchsichtig sind. Die von Boveri und Delage bei thierischen Eiern

angewendeten Methoden, kernlose Eibruchstücke zu erhalten, lassen also hier im Stich. Ein Zerschütteln liesse sich ja vielleicht zur Noth ausführen, aber wahrscheinlich, wenn es überhaupt vertragen würde, nur unter grossem Materialverluste; und bei der Undurchsichtigkeit der Eier würde man kaum mit Sicherheit entscheiden können, welche Bruchstücke kernlos und welche kernhaltig sind. Und ein directes Zerschneiden der Eier ist technisch kaum durchführbar.

Aber trotzdem gelingt es bei *Cystosira barbata* ziemlich leicht auf eine andere Weise, ein Ei vor der Befruchtung in eine kernhaltige und eine kernlose Theilhälfte so zu zerlegen, dass ein Irrthum ausgeschlossen ist. Dodel-Port (885, p. 19) hatte gelegentlich die Beobachtung gemacht, dass reife Oogonien von *Cystosira barbata*, die beim Präpariren verletzt wurden, ihren Inhalt durch eine enge Oeffnung entleerten, und hat diesen Vorgang in Fig. 4 und 5 auf Taf. VIII seines Werkes gut abgebildet. Man kann ihn in der That leicht hervorrufen, wenn man auf einen Querschnitt durch ein reifes Receptaculum mittelst des Deckglases einen gelinden Druck ausübt; dadurch erreicht man, dass ein Theil wenigstens der Oogonien von ihrer Fusszelle abreisst. Diese lassen dann durch die Rissstelle, also die Basis des Oogoniums, ihren Inhalt heraustreten. Die Oeffnung ist manchmal so eng, dass sie nur wenig grösser im Durchmesser ist als der Kern. Der ganze Vorgang dauert 5—10 Minuten, unter Umständen noch länger. Solche aus ihrer Oogoniumhülle ausgeschlüpfte Eier sind noch ebenso befruchtungs- und entwickelungsfähig wie normale.

Da die Ausflussstelle sehr eng, der Plasmastrang also, der den schon ausgeschlüpften und den noch in der Hülle befindlichen Eitheil verbindet, sehr dünn ist und daher leicht zerreisst, kann man den Vorgang zur Abtrennung von Eibruchstücken gut benutzen. Nachdem verschiedene Methoden probirt worden waren, fand ich die folgende als die beste und sicherste, daher immer angewandte.

Beim ersten Beginne des Entleerens entfernte ich rasch das Deckglas, fasste den Schnitt mit der Pincette, schüttelte ihn aus und entfernte ihn. Das im gewünschten Zustande befindliche Ei wurde dann mit einer feinen Pipette abgenommen und auf einen anderen vorbereiteten Objectträger übertragen. Das so isolirte Präparat wurde wieder mit einem auf Glasbänken ruhenden Deckglase überdeckt. Dann wartete ich, bis das Ei etwa zur Hälfte

ausgekrochen war. Im geeigneten Augenblick wurde dann seitlich zugesetztes, frisches, filtrirtes Seewasser in schnellem Strome mittelst eines Fliesspapierstreifens durch das Präparat gezogen, wodurch, wenn alles nach Wunsch gelang, die beiden Eitheile an der Ausfliessstelle auseinandergerissen wurden. Einer der beiden Theile musste natürlich ohne Kern sein. Welcher, das liess sich meistens mit Bestimmtheit deswegen entscheiden, weil man ja bei der Beobachtung der Entleerung hatte sehen können, ob der Kern mit durch die Oeffnung in den äusseren Theil geschlüpft war oder nicht. Zu den beiden auf diese Weise isolirten Eibruchstücken wurden nun frische lebhaft bewegliche Spermatozoen hinzugesetzt, wobei, um jede Verwechselunng auszuschliessen, sorgfältig darauf geachtet wurde, dass mit dem spermatozoenhaltigen Wasser kein anderes Ei zugeführt wurde. Der noch in der Hülle gebliebene Theil des zertrennten Eies kann durch einen Druck mit dem Deckglas auf die Oogoniumwand auch noch herausgepresst werden; doch ist es kaum nöthig, diese mit viel Materialverlust verbundene Manipulation auszuführen, da die Spermatozoen natürlich in Menge durch die Basalöffnung der Hülle zum Eitheil hineingelangen.

Es ist natürlich, dass die ganze Operation nicht immer so glatt und ohne weiteres gelingt. Der Druck durch den Receptaculum-Schnitt kann zu stark sein; das ausquellende Ei kann, vor allem bei der Uebertragung von einem Objectträger zum anderen in der Pipette, vorzeitig zerrissen oder ganz zersplittert oder zerquetscht werden; auch kann man das Auseinanderreissen der Eihälften im ungeeigneten Momente vornehmen, den Wasserstrom zu stark machen, sodass der eine Theil weggeschwemmt wird, oder zu schwach, sodass nur eine Dehnung des die beiden Eitheile verbindenden Plasmastranges, keine Zerreissung stattfindet u. s. f. Aber man erwirbt sich bald genug Uebung, um solche Fehlerquellen nach Möglichkeit vermeiden und mit möglichst geringem Materialverlust arbeiten zu können. Das Uebertragen der Eier von einem Objectträger zum andern lässt sich überdies zur Noth vermeiden. Man kann das gewünschte Object ja auch dadurch isoliren, dass man mit der Pipette alle anderen Eier wegsaugt. Doch habe ich mich trotz des damit verbundenen Materialverlustes doch für den anderen Weg entschieden; einmal, weil das Absaugen der überflüssigen Eier viel mehr Zeit erfordert als das Uebertragen des einen, und es ist sehr nöthig, den Spermazusatz möglichst rasch nach der Trennung der Eihälften vor-

zunehmen. Andererseits hat das Uebertragen den grossen Vortheil, dass man die Versuchsobjecte in reines frisches Meerwasser bringen kann, während das auf dem ersten Objectträger befindliche Wasser durch die Quetschung des Receptakelpräparates mit einer Menge von Substanzen versetzt wird, die ein viel schnelleres Faulen der jungen Keimlinge hervorrufen.

Setzt man zu den so vorbereiteten Eitheilen möglichst bald nach der Zerreissung spermatozoenhaltiges Wasser hinzu, so dringen Spermatozoen in beide Bruchstücke ein, und es gelingt in einigen Fällen, aus beiden Bruchstücken, dem kernhaltigen wie dem kernlosen, normal aussehende Keimlinge zu erziehen, die sich nur durch ihre geringere Grössen von Keimlingen unterschieden, die aus unzertheilten Eiern erhalten worden waren. Selbstverständlich ist freilich die Zahl der Versuche mit negativem Erfolge bei weitem grösser als die Zahl derer mit positivem. Abgesehen von der wechselnden Güte des Materiales selbst ist, wie eben schon angedeutet wurde, das Gelingen ja von einer ganzen Reihe von Nebenumständen abhängig. Doch würde an und für sich schon ein Versuch mit positivem Erfolge in unserem Falle erlauben, sichere Schlussfolgerungen ableiten, da sonstige Fehlerquellen ausgeschlossen sind. Mir glückte der Versuch in insgesammt sieben Fällen unter mindestens der zehnfachen Anzahl überhaupt angestellter.

Ein Fall sei eingehender geschildert. (Betreffs der normalen Keimung verweise ich auf die ausführlichen, zum Theil durch Abbildungen erläuterten Schilderungen bei Valiante (883), Dodel-Port (885) und Oltmanns (889). Hier sei nur erwähnt, dass die erste Zweitheilung befruchteter Eier ungefähr 16—18 Stunden nach erfolgter Befruchtung vor sich geht.) Der Spermazusatz zu den beiden in der angegebenen Weise isolirten Eibruchstücken erfolgte am 13. März $3^h\ 15^m$ Nachm. Der Eikern befand sich in dem nicht ausgeschlüpften Eitheile; dieser war auch nicht nachträglich aus der Oogoniumwand herausgedrückt worden. Er ist etwas grösser als der abgesprengte kernlose Theil (vergl. Fig. 1; *a* durchschnittliche Grösse eines normalen Eies, $b+$ der Theil mit Kern, $b-$ der ohne Kern). Am 14. März 9^h Vorm., also nach ca. 18 Stunden, ist Theil $b+$ getheilt, $b-$ noch nicht. Nachm. $3^h\ 16^m$, also nach 24 Stunden, hatte sich auch $b-$ in zwei Zellen getheilt (Fig. 2). Am nächsten Morgen, 15. März $9^h\ 10^m$ Vorm., war bei beiden Keimlingen die Entwickelung normal weitergegangen (Fig. 3),

nur, wie die Fig. zeigt, bei *b*− beträchtlich langsamer als bei *b*+. Am Abend des 15. März waren beide Keimlinge todt. Der Grund für dieses Absterben lag wohl sicher nicht in der mangelnden Befähigung der Keimlinge zur Weiterentwickelung, sondern in den ungünstigen Kulturbedingungen. Man kann *Cystosira*-Keimlinge zwar unschwer noch viel weiter kultiviren, aber nur am Boden eines Gefässes mit viel Wasser, und diese Methode war natürlich in unserem Falle nicht gut anwendbar.

Die Erscheinung, dass der Eitheil ohne ♀ Kern sich langsamer theilte als der andere — der sich seinerseits durchaus im Rhythmus normal befruchteter Eier theilte —, erwies sich als constant in allen sieben gelungenen Versuchen. Sehr häufig kam es vor, dass sich nur das Eibruchstück theilte, das den Eikern enthielt. Das ist insofern bemerkenswerth, als Delage (899 I, p. 404) für seine Objecte im Fehlen des ♀ Kernes einen die Befruchtung eher begünstigenden als hintanhaltenden Umstand erblicken zu können glaubt. Nach den Befunden Morgans (895 II, p. 271), wonach in die meisten kernlosen Fragmente mehr als ein Spermatozoon eindringt, halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass auch in unserem Falle Polyspermie zu den Factoren gehört, die das Nichteintreten der Entwickelung kernloser Theile verursachen.

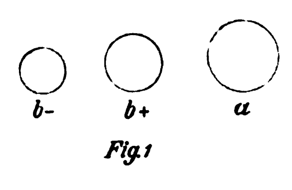


Fig. 1

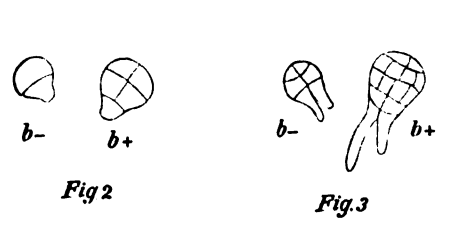


Fig. 2 Fig. 3

Aus diesen Versuchen geht zunächst hervor, dass ein mehr oder minder beträchtlicher Protoplasmaverlust weder die Entwickelungsfähigkeit der *Cystosira*-Eier beeinträchtigt, noch den normalen Typus der Keimung ändert. Wie stark im Maximum der Plasmaverlust sein darf, kann ich nicht angeben; jedenfalls dürfte er kaum viel mehr als die Hälfte betragen. Bei Seeigeleiern hat dagegen nach Boveri (895, p. 397) das Fragment eines Eies „bis herab zu einer Grösse von $^{1}/_{20}$ des ursprünglichen Eivolumens die formative Werthigkeit des ganzen Eies“. Wir dürfen hieraus jedenfalls auf eine relativ einfache Organisation des unbefruchteten *Cystosira*-Eies schliessen, besonders wenn wir zum

Vergleich die Thatsache heranziehen, dass z. B. beim Ctenophoren-Ei nach Driesch und Morgan (895) in Folge Entnahme von Plasma aus dem unbefruchteten Ei Bruchstückentwickelung eintritt, sich also nur Theillarven bilden[1]). Nur in Folge dieser relativ einfachen Organisation des *Cystosira*-Eies ist es wohl auch möglich, mit Erfolg kernlose Bruchstücke zu befruchten. Es wäre von grossem Interesse, die Bruchstückbefruchtung bei solchen Eiern vorzunehmen, bei denen wie bei den Eiern der Schnecke *Ilyanassa* (Crampton 896) nach Entnahme eines scharf umschriebenen Plasmatheiles des Eies ein scharf gekennzeichnetes Organsystem des Embryo fehlt.

Wenn also von bestimmten Localisationsbeziehungen bestimmter Eitheile zu bestimmten Theilen des Keimlings bei den unbefruchteten Eiern von *Cystosira* keine Rede sein kann, so ändert sich das unter gewissen Bedingungen nach der Befruchtung (Winkler 900 II). Werden die Eier nach der Befruchtung einseitig beleuchtet, so ist nach ca. 4 Stunden unverrückbar festgelegt, welcher Eitheil zur Rhizoïdenzelle wird, obwohl die Theilung selbst erst ca. 12 Stunden später erfolgt. Hier wäre es also denkbar gewesen, das Material für die eine Zelle von der für die andere so zu trennen, dass nur der eine Theil den Kern enthielte. Leider aber ist *Cystosira* zu diesem Versuche ein durchaus ungeeignetes Object. Es gelingt ja schliesslich nach einer der weiter unten für Seeigeleier beschriebenen Methoden, befruchtete Eier in zwei Theile zu zerlegen, aber in den allermeisten Fällen gingen beide Stücke sofort zu Grunde, und in den wenigen Fällen, wo die Operation scheinbar ohne Nachtheil für die Theile geglückt war, kam keines der Bruchstücke zur Entwickelung.

Um daher die in verschiedener Hinsicht interessante Frage zu entscheiden, ob man auch von schon befruchteten Eiern noch kernlose Stücke abtrennen und durch abermaligen Spermazusatz Embryonen daraus züchten kann, musste ich zu anderen Objecten greifen. Ich wählte Seeigeleier, die klassischen Objecte für solche Experimente, von denen durch die bekannten Versuche von Boveri und Delage bewiesen ist, dass sich bei ihnen verhältnissmässig leicht aus kernlosen Bruchstücken unbefruchteter Eier durch Spermazusatz normale Embryonen aufziehen lassen.

1) Man vergleiche hierzu die Erörterungen Driesch's über Eiorganisation (Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 4, 1897, p, 75).



Was die Methode anbelangt, so hielt ich auch vor dem Erscheinen von Boveri's letzter Mittheilung (901 II) die Schüttelmethode bei exacter Befolgung von Boveri's Angaben (896, p. 398) für sicher und genügend. Gewöhnlich fügte ich nach Morgan (895 I, p. 82) zu dem Wasser, in dem ich die Eier schüttelte, feine Deckglassplitter hinzu. Da indessen, als ich meine Versuche begann, die erwähnte Notiz von Boveri noch nicht erschienen war, so stellte ich, mehr nebenher und zur Controlle, die Versuche noch nach der Delage'schen Methode des directen Durchschneidens an, musste dabei freilich, wie Boveri (901 II, p. 163), die Erfahrung machen, dass das Zerschneiden eine viel schädigendere Procedur ist als das Zerschütteln. Delage beschreibt nirgends eingehend seine Methode, sondern führt nur an (898, p. 228): „J'ai réussi à diviser des oeufs d'Oursin, non en masse par le procédé bien connu du secouage, mais individuellement, à la main, sous le microscope.“ Vermuthlich hat er wie Ziegler (898, p. 275) eine vorn zugeschliffene Präparirnadel zum Schneiden benutzt.

Diese Methode befolgte auch ich zuerst, freilich ohne viel Erfolg. Besser erwies sich die folgende: Ich zog die Spitze einer Pipette zu einer Capillare aus und brach diese so ab, dass die Oeffnung wenig grösser war als der Durchmesser eines *Echinus*-Eies. Quer vor die Oeffnung wurde straff ein Seidenfaden oder ein aus feinen Wattefäserchen gedrehter Faden vorgespannt und mit Klebwachs oder Siegellack an dem Glase befestigt. Dann wurde die Pipette von oben mit dem die Eier enthaltenen Wasser zum Theile gefüllt und das Gummihütchen aufgesetzt. Durch einen schwachen Druck gelingt es auf diese Weise, ein Ei so durch die Capillaröffnung der Pipette zu drücken, dass es durch den quer vorgespannten Faden in zwei Theile zerlegt wird. Natürlich misslingen auch so noch viele Versuche. Manchmal quetschen sich die Eier, ohne zu zerreissen, seitlich zwischen Faden und Glaswand hindurch; oft auch zerfallen die Theilstücke, sie lösen sich ganz oder theilweise auf, besonders wenn man zu stark gedrückt hat; der Faden kann reissen; sehr oft auch bekommt man mehr als die Bruchstücke eines Eies auf den Objectträger u. s. w. Doch ist die ganze Operation bei einiger Uebung so leicht und rasch gemacht, dass man misslungene Versuche sofort ohne viel Zeitverlust wiederholen kann. — Die beste Methode war und blieb jedenfalls die Schüttelmethode, und nach Boveri's erneuter Darlegung (901 II) wird auch wohl Niemand

mehr an ihrer Sicherheit zweifeln. Immerhin dürfte sich meine Methode dann empfehlen, wenn es darauf ankommt, die Entwickelung beider Theile in allen Einzelheiten genau zu beobachten, also z. B. bei Bastardirungsversuchen.

Später, als meine Versuche fast fertig waren, erhielt ich durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. F. Kopsch[1]) ein Ziegler'sches Durchströmungscompressorium, mit dessen Hilfe ich die Zertheilung der Eier nach der von Ziegler (898, p. 264) beschriebenen Methode vornahm. Doch war diese nur dann recht mit Vortheil anwendbar, wenn die Eier sehr kurze Zeit nach dem Eindringen des Spermatozoons zerschnitten wurden. Wie Morgan (895 II, p. 270) und Driesch (898, p. 98) beobachtet hatten, ist zu dieser Zeit das Eiplasma in einem weder vorher noch nachher wieder vorhandenem Zustande, in dem es besonders leicht zersprengt werden kann. In diesem Augenblicke ist es auch für die Ziegler-sche Methode am besten geeignet. Spätere Stadien liessen sich nur in seltenen Fällen mit Erfolg nach ihr theilen.

Dass sich kernlose Fragmente unreifer Eier nicht befruchten lassen, wies Delage (899 I, p. 408) für seine drei Objecte nach. Ich kann das für *Echinus* bestätigen. Wenn aber Delage auf Grund dieser Versuche den Schluss zieht, es gäbe „une maturation qualitative du cytoplasme ovulaire, corrélative peut-être de celle du noyau, mais distincte de celle-ci" (899 I, p. 409), so weiss ich nicht, ob diese Annahme, so wahrscheinlich sie an und für sich ist, durch den negativen Ausfall der Merogonie-Experimente als bewiesen gelten kann. Mir ist es nämlich nie gelungen, die kernlosen Theile unreifer Eier monosperm zu befruchten; stets trat Polyspermie ein, und zwar sehr hochgradige (ich erinnere an die Beobachtung von Iwanzoff (897), wonach in unreife Holothurien- und Seeigeleier Spermatozoen derselben Art in sehr grossen Mengen hineindringen, sodass man die Eier direct mit Sperma „füttern" kann). Es ist also nicht undenkbar, dass auch bei Delage Polyspermie Ursache der Nichtentwickelung gewesen ist; jedenfalls ist aus seinen Versuchen der Schluss auf eine protoplasmatische Eireifung nicht zwingend.

Werden die Eier in dem oben erwähnten Stadium kurz nach der Befruchtung zerschüttelt, so lassen sich die so erhaltenen kernlosen Fragmente ebenso befruchten und zu normaler Ent-

1) dem auch hier nochmals bestens gedankt sei.

wickelung bringen wie von unbefruchteten abgesprengte. Dies hat schon Morgan (895 II, p. 270) beobachtet. Auch auf späteren Stadien gelingt das noch. Bei *Echinus microtuberculatus*, den ich ausschliesslich zu diesen Versuchen benutzte, ist die Verschmelzung der beiden Vorkerne etwa eine Stunde nach dem Eindringen des Spermatozoons beendet. Bis zum Beginne der ersten Theilung erfolgt dann eine kleine Ruhepause. Auch zu dieser Zeit abgeschnittene kernfreie Eistücke liessen sich noch einmal befruchten und ergaben normale Embryonen. Sowie dagegen die erste Furchung vollzogen ist, wird das anders. Von den ersten (oder späteren) Blastomeren abgetrennte Plasmastücke ohne Kern ergaben bei erneutem Spermazusatz, so oft der Versuch wiederholt wurde, niemals irgend eine Entwickelung, obwohl in einigen Fällen mit Sicherheit constatirt werden konnte, dass ein Spermatozoon eingedrungen war. Die Ursache der Nichtentwickelung kann kaum in dem Umstande zu suchen sein, dass die abgetrennten Stücke natürlich ziemlich klein waren. Denn Delage (899 I, p. 395) fand, dass ein kernloses, vom unbefruchteten *Echinus*-Ei abgeschnittenes Fragment, das dem Volumen nach $^1/_{37}$ des normalen Eies betrug, noch eine Larve von normaler Constitution lieferte. Man kann also wohl annehmen, dass zwischen dem Protoplasma des Eies vor der ersten Theilung und dem der ersten Furchungszellen tiefgreifende Verschiedenheiten existiren. Während eine gewisse Quantität Eiplasma und ein Spermatozoon genügt, eine entwickelungsfähige Zelle zu liefern, genügt Plasma der ersten Blastomeren dazu nicht mehr. Vielleicht darf man sagen, dass überhaupt von dem Plasma aller Zellen des Organismus nur das der reifen Eizelle eine dazu geeignete Organisation besitzt. — Einige weitere Bemerkungen hierüber siehe im dritten Abschnitte dieser Arbeit.

II. Ueber die Einwirkung der chemischen Bestandtheile des Spermas auf unbefruchtete Eier.

Im vorigen Jahre veröffentlichte ich (Winkler 900 I) eine kurze vorläufige Mittheilung „über die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extractivstoffen aus dem Sperma.“ Die Versuche bestanden im wesentlichen darin, dass durch geeignete Behandlungsweise aus dem Sperma von *Arbacia* und

Sphaerechinus Stoffe extrahirt wurden, durch deren Einwirkung unbefruchtete Eier derselben Species zu einigen Theilungen veranlasst wurden. Von einigen Seiten haben diese Versuche eine falsche Auffassung erfahren. So sagt Giard (901, p. 3): „Les expériences . . . de Winkler . . . montrent que le liquide spermatique privé de spermatozoïdes peut aussi déterminer un développement pseudogamique.“ Und ähnlich Bonnet (900, p. 835): „. . . Versuche von Dubois, Piéri und Winkler . . ., nach welchen auch die der Spermien beraubte Spermaflüssigkeit von Seeigeln die Eier zu einigen Theilungen veranlassen soll.“

Nun ist es aber durch sehr alte Experimente erwiesen, dass die der Spermatozoen beraubte Spermaflüssigkeit keine Entwickelung hervorruft. „Schon Spallanzani hat mit filtrirtem Samen Versuche angestellt (Expériences sur la génération 1785, p. 310), die später von anderen mehrfach wiederholt sind. Er fand — und alle übrigen Experimentatoren, Prevost und Dumas, Leuckart, Newport gelangten zu demselben Resultate —, dass die befruchtende Kraft des Filtrates mit der Zahl der angewandten Filtra in umgekehrtem Verhältniss stehe und endlich, bei vollständig gelungener Abscheidung der Samenfäden, erlösche, während der Rückstand nach wie vor seinen Einfluss auf die Eier ausübt“ (Leuckart 853, p. 906). Das Wesentliche meiner Versuche bestand daher darin, den Spermatozoen selbst gewisse Stoffe zu entziehen und deren Einwirkung auf die Eier zu beobachten. Deswegen wurde das Sperma nicht nur abfiltrirt, sondern mit destillirtem Wasser oder concentrirter Salzlösung chemisch beeinflusst.

Bei der in diesem Jahre beabsichtigten Wiederholung und Erweiterung der Versuche war ein von Loeb (901, p. 457) gemachter Einwand zu berücksichtigen, dass nämlich geringe Schwankungen in der Constitution und dem osmotischen Druck des Wassers, wie sie mit der Herstellung des Spermaextractes ja wohl verknüpft sein mögen, Ursache der beobachteten Entwickelung sein könnten. Bekanntlich haben Loeb's Versuche das interessante Resultat ergeben, dass man durch eine bestimmte Erhöhung des osmotischen Druckes des die Eier umspülenden Mediums unbefruchtete Eier mancher Thiere zu parthenogenetischer Entwickelung bringen kann.

Leider aber war dieses Frühjahr in Neapel der Ausführung meiner Versuche so ungünstig wie möglich, da das Eimaterial in einem Zustande war, der es für derartige Experimente fast un-

brauchbar machte. Ueber die möglichen Ursachen vergl. man O. Hertwig (890, p. 279 ff.); wie in Hertwig's Falle, so dürften auch in dem unseren Witterungsverhältnisse, vor allem die Strenge des Winters, Ursachen sein. Im günstigsten Falle gelang es in diesem Jahre bei normaler Befruchtung gut aussehender Eier mit frischem Sperma *(Arbacia pustulosa)* ca. 75% normale Plutei zu erhalten, während man sonst leicht 100% erhält. Diesem Umstande war es wohl auch zuzuschreiben, dass in diesem Jahre der bekannte Loeb'sche $MgCl_2$-Versuch bei *Arbacia* in keiner Weise gelingen wollte, den ich im vorigen Jahre unter Einhaltung genau derselben Vorsichtsmaassregeln bei der ersten Nachprüfung mit positivem Erfolge angestellt hatte. Ein einziges Mal gelang es diesmal, durch eine mit der $\frac{20}{8}$ n $MgCl_2$-Lösung isotonische $CaCl_2$-Lösung unbefruchtete Eier bis zur beginnenden Gastrulation zu bringen, in allen anderen Versuchen (und täglich wurden mit immer frischem Material mehrere angestellt) fanden höchstens einige ganz vereinzelte 2-, 3- oder 4-Theilungen statt. Jedenfalls geht hieraus eins hervor: dass man auf Grund eines abweichenden, zu anderer Zeit und an anderem Orte erhaltenen Versuchsresultates noch lange kein Recht hat, das ganze Loeb'sche Resultat zu bezweifeln, wie das Viguier (900 u. 901) thut. Mit der Unmöglichkeit, die Loeb'schen Versuche mit Erfolg zu wiederholen, fiel daher leider eine grosse Anzahl beabsichtigter Experimente fort.

Auch die Wiederholung meiner eigenen Versuche ergab in Folge dessen nicht constant positive, immerhin in mehreren Fällen durchaus einwandfreie und eindeutige Resultate. Die Herstellung des Spermaextractes geschah folgendermassen: Das Sperma eines Individuums wurde mit ca. 300 ccm destillirten Wassers oder Meerwassers, das auf den 5. Theil seines Volumens eingedampft worden war, kräftig geschüttelt und kam dann für 2 Stunden in eine Temperatur von 70° in den Thermostaten. Diese Temperatur ist tödtlich für die Spermatozoen. Dann wurde die Flüssigkeit mehrmals durch doppelte Papierfilter filtrirt — wodurch sich freilich nur ein Theil der todten Spermatozoen entfernen lässt — und auf die normale Concentration des Seewassers gebracht. D. h. das auf den 5. Volumentheil eingedampfte Meerwasser wurde mit 4 Theilen destillirten Wassers verdünnt, das zum Extrahiren benutzte destillirte Wasser mit der gleichen Quantität auf die Hälfte eingedampften Meerwassers versetzt. Ganz gleich wird so allerdings

die Concentration des Extractes mit der normalen Seewassers noch nicht, sie ist etwas höher, aber noch nicht so, dass *Ectocarpus*-zellen, die sonst sehr empfindlich sind, plasmolysirt würden. Durch einen Ueberschuss von destillirtem Wasser suchte ich das auszugleichen. Doch dürfte es kaum als Fehlerquelle in Betracht kommen, da auch Lösungen von KNO_3, $MgCl_2$ u. s. w., die bei *Ectocarpus* deutliche Plasmolyse hervorriefen, noch keine Theilung der *Arbacia*-Eier auslösten.

In die so vorbereitete Flüssigkeit wurden unbefruchtete *Arbacia*-Eier gebracht. Die dazu benutzte Pipette war ebenso wie alle benutzten Gefässe im Strome der Süsswasserleitung sterilisirt worden. Scheere und Pincetten wurden unmittelbar vor dem Gebrauch ausgeglüht, das Meerwasser der Controllkulturen kurz aufgekocht. Der Seeigel selbst wurde vor der Oeffnung einige Minuten im stark fliessenden Strome der Süsswasserleitung abgespült, ebenso reinigte ich mir jedesmal eingehend die Hände mit Seife und Süsswasser. Die Eier wurden mit der sterilen Pipette direct dem Ovarium entnommen und in die Versuchslösung übertragen. Bei der Einhaltung dieser Vorsichtsmaassregeln lassen sich Spermatozoen mit Sicherheit ausschliessen.

Wie schon erwähnt, verlief ein grosser Theil der Versuche negativ. Doch gelang es immerhin ziemlich oft, Theilungserscheinungen, im günstigsten Falle bis zum 16-Zellen-Stadium, zu beobachten, die in den gleichzeitig und mit demselben Material angestellten Controllversuchen fehlten. Die Theilungen waren meist regelmässig, eine Dotterhaut fehlte. Wurde die Versuchsflüssigkeit gekocht, oder war der Spermaextract vom Sperma einer anderen Art gemacht, so trat keine Entwickelung ein.

Dass diese Theilungen dadurch veranlasst wären, dass die Concentration der Versuchslösung etwas höher als die des Meerwassers ist, ist aus den oben auseinandergesetzten Gründen nicht anzunehmen. Der Schluss bleibt also gerechtfertigt, dass im Sperma ein Stoff vorhanden ist, der unbefruchtete Eier zu einigen Theilungen veranlasst. Zunächst gilt das nur für Seeigel *(Arbacia)*.

Die Vermuthung, dass solche Stoffe existiren könnten, ist gelegentlich schon geäussert worden. Boveri (891, p. 431) sagt: „Es ist a priori gar nicht auszuschliessen, dass es eine blosse chemische Substanz im Spermatozoon sein könnte, die ins Ei verbracht, diesem die Entwickelungsfähigkeit verleihen würde.“

Aehnlich äussert sich Ziegler (898, p. 278): „Man kann daher sehr wohl annehmen, dass der Entwickelungsreiz des Spermatozoons auf einem chemischen Stoff beruht, welcher mit dem Spermatozoon in das Ei kommt und sich alsbald in demselben verbreitet.“ Auch Wilson (900, p. 215) ist einer solchen Annahme nicht abgeneigt. Durch unsere Versuche kann sie wohl als erwiesen gelten.

Ueber die Natur des Stoffes lässt sich nicht viel aussagen. Man wird zunächst geneigt sein, an ein Ferment zu denken. In der That findet sich nach Dubois (900, p. 197) ein solches im Sperma von *Echinus esculentus*, und auch Carnot (896, p. 554) giebt das Vorkommen einer Oxydase im Sperma an. Dass Abkochen die Wirkung des Extractes aufhebt, sagt nicht viel. Immerhin wird man einstweilen ein (etwa im Mittelstück des Spermatozoïds localisirtes) Ferment als wirkenden Stoff annehmen dürfen, da nach Boveri's und Ziegler's Beobachtungen eine Betheiligung von Kernstoffen, also vor allem des Nucleïns, unwahrscheinlich erscheint.

Um diese Frage zu entscheiden, war es nöthig, die einzelnen Bestandtheile des Spermas zu isoliren und gesondert ihre Einwirkung auf unbefruchtete Eier zu untersuchen. Die Chemie der Spermatozoen ist ja durch die klassischen Arbeiten von Miescher, Schmiedeberg und Kossel zu einem der am besten bekannten Capitel der Biochemie geworden. Am eingehendsten untersucht und am genauesten bekannt ist die Zusammensetzung der Spermatozoen des Lachses. Es ist Miescher (897 II, p. 386) gelungen, Köpfe und Schwänze der Spermatozoen durch fortgesetztes Centrifugiren exact von einander zu isoliren und getrennt zu analysiren. Die Schwänze bestehen im wesentlichen aus Lecithin und einem eigenthümlichen, dem Mucin nahestehenden Eiweisskörper. Die Köpfe enthalten kein Lecithin und nur sehr wenig (etwa 1 %) in Alkohol-Aether lösliche Substanzen. Sie bestehen zu 96,06 % aus nucleïnsaurem Protamin. Der Rest ist eisenhaltig. „Da dieses Salz (eben das nucleïnsaure Protamin) kein organisirtes Gebilde ist, so ist es fraglich, ob die Köpfe überhaupt ein solches enthalten“ (Schmiedeberg in Miescher 897 II, p. 407). „Wenn die Spermatozoenköpfe dennoch etwas besonderes enthalten sollen, sei dies ein lebendes Gebilde, oder seien es Fermentstoffe, so kann die Masse desselben gegen die der Köpfe nur äusserst gering sein“ (Schmiedeberg ebd. p. 408).

Wie weitere Untersuchungen, besonders von Kossel und seinen Schülern, gezeigt haben, ist im wesentlichen die Zusammensetzung des Spermas anderer Thiere derjenigen der Lachsspermatozoïden analog. Auch das Sperma von *Arbacia* ist, von Matthews (897), analysirt worden. Es enthält „kein Protamin, sondern statt dessen einen histonähnlichen Körper, das Arbacin. Das Chromatin der *Arbacia*-Spermatozoen besteht theilweise, wenn nicht ausschliesslich, aus einer Verbindung von Nucleïnsäure mit Arbacin“ (897, p. 411).

Mit diesen Resultaten der makrochemischen Analyse stimmen diejenigen der mikrochemischen Untersuchungen im allgemeinen überein (vergl. Zimmermann 896, p. 14; Häcker 899, p. 36; Wilson 900, p. 330).

Für Versuche, die Bestandtheile des Spermas isolirt, vor allem das nucleïnsaure Salz, das ihren Hauptbestandtheil bildet, auf unbefruchtete Eier einwirken zu lassen, wäre das günstigste Object wohl der Lachs gewesen, vor allem wegen der Leichtigkeit, mit der grössere Mengen Sperma rein erhalten werden können, und wegen der genauen Kenntniss der Zusammensetzung der Spermatozoen. Auch ist der Umstand sehr wesentlich, dass künstliche Befruchtung leicht vorzunehmen ist. Durch die freundliche Vermittelung von Herrn Professor Voechting hatte sich auch Herr Glaser in Basel in liebenswürdiger Weise bereit erklärt, mir Lachsmaterial zur Verfügung zu stellen, und Herr Professor Schmiedeberg in Strassburg hat die grosse Freundlichkeit gehabt, mir ein frisches Nucleïnpräparat aus Lachsmilch darzustellen. Allen den Herren sei auch hier nochmals bestens für ihre Liebenswürdigkeit gedankt. Leider fehlte es aber zur geeigneten Zeit in Basel an ♀Lachsen, sodass ich die Ausführung der Versuche verschieben musste. Deshalb hatte ich mir vorgenommen, in Neapel mit *Arbacia* entsprechende Versuche anzustellen, sammelte eine genügende Menge *Arbacia*-Sperma und stellte daraus nach den Angaben von Matthews (897) das Arbacin und die *Arbacia*-Nucleïnsäure dar. In Folge des minderwerthigen Materials waren aber die Resultate der damit angestellten Versuche so widersprechend und unzuverlässig, dass ich vorläufig auf ihre Anführung verzichten muss. Ich will nur erwähnen, dass ich auf Grund verschiedener Beobachtungen vermuthe, dass die erwähnten Stoffe nicht oder nur äusserst langsam durch die Membran des Seeigeleies hindurchdiffundiren.

Wenn Cremer (900) bei seinen Versuchen, Forellensamenpresssaft auf unbefruchtete Forelleneier einwirken zu lassen, negative Resultate erhielt, so wird man, besonders im Hinblick auf die complicirtere Structur der Membran des Fischeies (vergl. Eigenmann 890) vielleicht annehmen dürfen, dass auch hier die in dem Presssaft enthaltenen Stoffe nicht oder nur in sehr beschränktem Maasse durch die Membran hindurchgehen.

III. Zur Theorie der Befruchtung.

Die neueren Untersuchungen über das Wesen der Befruchtung haben zu der besonders von Boveri und R. Hertwig betonten Erkenntniss geführt, dass man bei der Befruchtung zweierlei Vorgänge zu unterscheiden habe, einmal die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit des unbefruchteten Eies, zweitens die Qualitätencombination zweier Individuen. Beide Vorgänge sind mehr oder weniger unabhängig von einander[1]). Letzterer beruht nach fast allgemeiner Annahme auf der Vereinigung von Ei- und Spermakern, ersterer, wie Strasburger und Boveri sehr wahrscheinlich gemacht haben, auf der Einführung eines Centrosomas oder eines diesem analogen Spermabestandtheils (Kinoplasma) in die Eizelle.

Welcher der beiden Vorgänge der wichtigere, der für die Befruchtung wesentliche ist, darauf lautet die Antwort freilich sehr verschieden. Für Boveri (891, 901 I) ist die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit das wesentliche; er spricht (901 I, p. 10) direct von der „Bedeutungslosigkeit der Kernsubstanzen für die Befruchtung". Ferner (891, p. 416): „Wir werden also Befruchtung definiren können als diejenige gegenseitige Ergänzung von Ei- und Samenzelle, durch welche die Theilungsfähigkeit der ersten Em-

1) Auch Loeb (900, p 468) weist auf Grund seiner Versuche darauf hin, ebenso auf Grund anderer Ueberlegungen Zacharias (901). Wenn übrigens letzterer sagt (901, p. 3): „Beachtenswerth bleibt der Umstand, dass in einer Anzahl genauer untersuchter Fälle bei Organismen, deren weibliche Sexualzellen sich ohne Befruchtung nicht weiter zu entwickeln vermögen, durch die Befruchtung das procentische Verhältniss von Nucleïn zu sonstigen Inhaltsbestandtheilen des Eies zu Gunsten des Nucleïns verändert wird", so ist zu bedenken, dass sich in manchen Fällen die relative Bedeutungslosigkeit der Veränderung dieses Verhältnisses für die Entwickelungsfähigkeit des Eies experimentell erweisen lässt. Wie im ersten Theil erwähnt, kann man z. B. bei *Cystosira* und bei Seeigeln grosse Plasmastücke, ohne zu schaden, vom Ei absprengen. Dadurch wird auch das procentische Verhältniss des Nucleïns zu den anderen Bestandtheilen des Eies erheblich zu Gunsten des Nucleïns verändert, die Theilungsfähigkeit des Eies aber dessenungeachtet nicht hergestellt.

bryonalzelle und ihrer Abkömmlinge hergestellt wird. . . . . Unter Befruchtung versteht man allgemein die Anregung zur Entwickelung." Andere dagegen, z. B. Goebel (900, p. 309) legen den Nachdruck auf die Verschmelzung der beiden Zellen und die damit bedingten Vererbungserscheinungen. „Wir wissen, dass bei manchen Bastardirungen die Entwickelung der Eizelle nur bis zu einem unvollständigen Embryo fortschreitet, der dann abstirbt. Hier hätte vielleicht gar keine Befruchtung stattgefunden, sondern der Pollenschlauch hat nur die Anregung zur Weiterentwickelung gegeben durch Uebertritt löslicher Stoffe in die Eizelle, was man früher ja auch für die Befruchtung annahm."

Gegenüber dieser Hervorhebung entweder des einen oder des anderen Vorganges möchten wir mit Solms-Laubach (900, p. 377) in der Befruchtung, wie sie als die „Verschmelzung zweier einander fremden Idioplasten" definirt ist, ein complexes Phaenomen sehen, „welches ausser dem die Weiterentwickelung auslösenden Reiz noch die Zufuhr fremden Idioplasmas enthält". In der Definition möchte ich das Wort „Idioplasma" durch „Zelle" ersetzen, da dem Ei mit dem Spermatozoon nicht nur Idioplasma zugeführt wird, das ja nach der herrschenden Ansicht im Kern localisirt ist. Denn das Spermatozoon ist eine complette Zelle, und wir wissen heute nicht, welche Rolle das Spermacytoplasma bei der Befruchtung spielt. Mit Recht hebt Strasburger (900, p. 303) hervor: „Dass neben den Spermakernen auch Cytoplasma der generativen Zellen in den Embryosack eindringt, wird durch die letzten Angaben Guignard's für Tulpen von neuem erwiesen. Nach dem jetzigen Stand unseres Wissens ist anzunehmen, dass es zum mindesten fördernd in die dem Befruchtungsvorgang folgenden Theilungsvorgänge eingreift."

Aeusserlich wird also die Befruchtung definirt als die mit Kernvereinigung verbundene Verschmelzung zweier einander fremder Zellen zu einer einzigen Zelle. Was nun die Bedeutung dieses Processes betrifft, so sind unseres Erachtens die beiden Theile der Solms-schen Definition, die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit und die Zufuhr fremder Vererbungssubstanz, gleichwerthige und gleich nothwendige Attribute des Befruchtungsbegriffes. Will man in der Herstellung der Theilungsfähigkeit allein das Wesen der Befruchtung erblicken, so ist zu bedenken, dass diese noch durch andere Mittel als durch die Vereinigung mit der anderen Zelle erreicht werden kann, nämlich in den Fällen der Parthenogenesis, und diese wird Niemand unter den Begriff der Befruchtung

subsumiren wollen. Ebensowenig kann aber die vollzogene Verschmelzung zweier Erbmassen allein das Wesen der Befruchtung erschöpfend definiren, da eine Qualitätencombination ohne vorhandene Entwickelungsfähigkeit sinnlos wäre.

Wir müssen also die Befruchtung definiren als die mit Kernvereinigung verbundene Verschmelzung zweier einander fremder Zellen zu einer einzigen Zelle, welche einen entwickelungsfähigen, eine Qualitätencombination zweier Individuen darstellenden Keim repräsentirt. (Ich vermeide absichtlich, von Verschmelzung von „Sexual"zellen zu reden, da es principiell nicht ausgeschlossen ist, dass auch beliebige vegetative Zellen zu einem Keim, wie er oben definirt wurde, verschmelzen können. Bekanntlich ist diese Annahme zur Erklärung des *Cytisus Adami* auch schon gemacht worden.) Aufgabe der Wissenschaft ist es festzustellen, welche Rolle physiologisch und morphologisch den einzelnen Bestandtheilen der beiden verschmelzenden Zellen bei diesem Vorgange zugewiesen ist.

Fassen wir zuerst die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit ins Auge, so dürfte es nach den Untersuchungen Boveri's kaum mehr zu bezweifeln sein, dass dafür bei den Metazoen die Kernsubstanzen unnöthig sind und die Zuführung eines Centrosomas in das Ei genügt, und nach den Ergebnissen Strasburger's und seiner Schüler ist bei den Pflanzen, soweit sie nicht ebenfalls Centrosomen besitzen, im „Kinoplasma" eine entsprechende Substanz vorhanden. Unsere Versuche sind vielleicht geeignet, einiges Licht darauf zu werfen, wie die gekennzeichneten Theile wirken. Sie sind im wesentlichen eine Bestätigung der von Wilson (900, p. 230) dahin formulirten Vermuthung: „Fertilization is perhaps at bottom a chemical process, the stimulus to development being given by a specific chemical substance carried in some cases by an individualized centrosoma or one of its morphological products, in other cases by less definitely formed material." Man kann dabei immer noch mit Boveri (901 I) der Ansicht sein, dass den Centrosomen als solchen oder den ihnen analogen Gebilden die Beherrschung und Regelung der Zweitheilung der Zelle überantwortet ist, vielleicht auch die Aufgabe, das Theilungsferment immer neu zu bilden. Boveri sagt selbst (901 I, p. 162): „Auf gewisse, in den einzelnen Fällen jedenfalls sehr verschiedene Reize hin setzt die Zelle das gehemmte Centrosoma in Bewegung, worauf dieses in seinem Entwickelungscyklus weiterschreitet und die mit seiner Umbildung verknüpften Erscheinungen, welche wir kurz als

karyokinetische bezeichnen können, hervorruft.“ Bei der normalen Befruchtung dürfte dieser Reiz in der Einwirkung eines im Spermatozoon enthaltenen fermentähnlichen Stoffes beruhen, der das Centrosoma entweder direct oder wahrscheinlicher durch Beeinflussung des Eiplasmas reizt. Eine bestimmte Mindestmenge, vermuthlich auch ein ganz bestimmter Zustand des Protoplasmas, der vom Kern mehr oder weniger unabhängig ist, ist dazu nöthig. Letzteres lassen unsere Merogonieversuche vermuthen, wonach sich nur kernlose Theile des reifen Eies durch den Zutritt eines Spermatozoons zur Entwickelung bringen lassen, nicht aber Theile des unreifen Eies (nach Delage) oder von Furchungszellen.

Der Reiz zur Entwickelung, der normal durch Zufuhr von Spermasubstanz ausgeübt wird, kann bekanntlich in manchen Fällen durch andere Reize ersetzt werden. Wir sprechen dann von Parthenogenesis. Doch will ich auf deren Wesen und Bedeutung und auf ihr Verhältniss zur Befruchtung hier nicht näher eingehen, da ich an anderer Stelle diese Frage zu behandeln gedenke.

Gehen wir jetzt zur Untersuchung des anderen Theiles des Befruchtungsvorganges, der Qualitätencombination. Inwieweit das Cytoplasma dabei eine Rolle spielt, wissen wir nicht; dass es, insbesondere das des Eies, bedeutungslos dafür wäre, ist nicht anzunehmen. Andererseits lässt es sich kaum mehr bezweifeln, dass die Kerne dabei die Hauptrolle spielen, und zwar ist nach fast allgemein angenommener Ansicht das Idioplasma im Chromatin des Kernes zu suchen. Beim Spermatozoon also stellt „der Kopf den Träger der im Kern enthaltenen Vererbungssubstanz“ dar (Häcker 899, p. 176).

Demgemäss setzen, wie allbekannt, an diesem Punkte die Vererbungstheorien ein, und man schreibt dem Chromatin eine ausserordentlich complicirte Structur zu, um die ungeheure Mannigfaltigkeit der Vererbungserscheinungen zu erklären.

Nun sind das, „was die Histologen als Chromatin bezeichnen, im wesentlichen Verbindungen der Nucleïnsäure mit mehr oder weniger Eiweiss, zum Theil ist es auch wohl „freie“ Nucleïnsäure“ (Kossel 893, p. 158). Erinnern wir uns auch nochmals an die Ergebnisse von Miescher-Schmiedeberg's Analysen der Köpfe des Lachsspermas, wonach diese zu 96,06 % aus einem Salz, dem nucleïnsauren Protamin, bestehen. „Da dieses Salz kein organisirtes Gebilde ist, so ist es fraglich, ob die Köpfe überhaupt ein solches enthalten“ (Schmiedeberg in Miescher 897 II, p. 407).

Bei Berücksichtigung dieser Thatsachen scheint mir die Annahme nicht nur gerechtfertigt, sondern sogar nothwendig zu sein, dass die Uebertragung eines Theiles wenigstens der väterlichen Eigenschaften einfach darauf beruht, dass, um auf den Lachs zu exemplificiren, das nucleïnsaure Protamin des Spermatozoons, so wie es im ganzen organischen Reiche eben nur im reifen Lachssperma vorhanden ist, in dieser ganz bestimmten Quantität mit den in Kern und Protoplasma des reifen Lachseies enthaltenen specifischen Stoffen in chemische Wechselwirkung tritt. Soweit bisher chemische Analysen gemacht worden sind, hat sich ergeben, dass das Sperma jeder Species seine ganz bestimmten, nur ihm specifischen Stoffe enthält (man vergl. die Arbeiten Kossel's und seiner Schüler, ferner die Auseinandersetzungen von Huppert (895), Rhumbler (898) u. a.).

Wenn man also zu dem Ei einer Species Sperma nicht derselben, sondern einer andern bringt, also bastardirt, so wird man schon aus rein chemischen Gründen ebenso ein anderes Product erwarten müssen, wie man etwas anderes erhält, wenn man H_2SO_4 und $BaCl_2$, und etwas anderes, wenn man H_2SO_4 und $MgCl_2$ zusammenbringt.

Dass die Qualität embryonaler Zellen durch einfach chemische Einwirkung bestimmter Stoffe so beeinflusst werden kann, dass das durch ihre Theilung entstandene Product eine ganz andere, specifische Gestaltung als ohne die Beeinflussung annimmt, ist z. B. für manche pflanzliche Gallen so gut wie sicher (vergl. Sachs 898, p. 83). Um so mehr ist man berechtigt, eine formative Einwirkung der im Spermakern enthaltenen Stoffe auf das Ei zu postuliren und damit anzunehmen, dass wenigstens ein Theil der väterlichen Eigenschaften einfach auf diesem Wege übertragen wird. Diese Annahme ist experimenteller Prüfung zugänglich, und meine Versuche, die Bestandtheile des Spermas isolirt auf unbefruchtete Eier einwirken zu lassen, hatten den Zweck, diese Prüfung zu beginnen. Wenn es also gelänge, unbefruchteten Eiern, etwa von *Echinus*, die Entwickelungsfähigkeit zu verleihen, sei es durch Loeb'sche $MgCl_2$-Lösung, sei es durch einen dem *Echinus*-Sperma entzogenen Stoff, und gleichzeitig frisch aus *Arbacia*-Sperma dargestelltes nucleïnsaures Arbacin in geeigneter Quantität in die Eier hineinzubringen, so bin ich überzeugt, dass die entstehenden Larven nicht reinen *Echinus*-Charakter tragen, sondern auch *Arbacia*-Eigenschaften aufweisen würden. Welche, und in wie

weit gehendem Maasse, liesse sich natürlich nur durch den Versuch entscheiden.

Anzunehmen, dass sich alle Eigenschaften des väterlichen Individuums auf diese Weise vererbten, liegt mir durchaus fern. Aber die oben angeführten Thatsachen und Erwägungen führen für mich zwingend zu der Hypothese, dass ein Theil davon wenigstens (und vielleicht ein gar nicht zu kleiner Theil) sich so überträgt. Ehe indess nicht weitere biologische und physiologisch-chemische Thatsachen vorliegen, möchte ich nicht näher auf solche Erwägungen eingehen.

Es sei mir nur noch vergönnt, einige Aeusserungen von Miescher anzuführen, der sich gelegentlich (897 I, p. 122) als „Anhänger der chemischen Vererbungslehre à outrance“ bezeichnet, und dessen Schriften, besonders seine Briefe an His, sehr beachtenswerthe Gedanken auch über das Befruchtungs- und Vererbungsproblem enthalten. Er sagt (897 I, p. 117; Brief vom 17. Decbr. 1892): „Bei den enormen Molecülen der Eiweisskörper oder gar den noch complicirteren im Hämoglobin u. s. w. erlauben die vielen asymmetrischen Kohlenstoffatome eine so colossale Menge von Stereoisomerien, dass aller Reichthum und alle Mannigfaltigkeit erblicher Uebertragungen ebenso gut darin ihren Ausdruck finden können, als die Worte und Begriffe aller Sprachen in den 24—30 Buchstaben des Alphabets. Es ist deshalb überhaupt überflüssig. aus der Ei- oder Spermazelle oder der Zelle überhaupt eine Vorrathskammer zahlloser chemischer Stoffe zu machen, deren jeder der Träger einer besonderen erblichen Eigenschaft sein soll (de Vries Pangenesis). Protoplasma und Kern, das muss ich aus meinen Untersuchungen annehmen, bestehen nicht aus zahllosen chemischen Stoffen, sondern aus ganz wenigen chemischen Individuen, von allerdings vielleicht sehr complicirtem chemischen Bau“ (man vergl. dazu auch den ganzen Brief vom 13. Octbr. 1893; I p. 122). Es sei schliesslich noch daran erinnert, dass auch Sachs (898, p. 91) zu der Annahme neigt, im Nucleïn das wirksame Element bei der Befruchtung zu sehen, und ihm als chemischem Stoff eine die Gestaltung beeinflussende Rolle zuzuweisen.

Wie wir gesehen haben, sind nach unserer Auffassung des Befruchtungsbegriffes alle Theile sowohl der Eizelle als des Spermatozoons für die Vollziehung der Befruchtung nöthig und wesentlich. Daher wir auch Theorien verwerfen müssen wie die Delage's, der auf Grund seiner Merogonie-Versuche das Wesentliche der Be-

fruchtung erblickt in der „réunion du noyau spermatique au cytoplasme ovulaire“ (900 II, p. 523). Auch wenn man das Wesen der Befruchtung in der Herstellung der Entwickelungsfähigkeit sieht, ist diese Definition, wie Boveri (901 II, p. 166 ff.) zeigt, nicht genügend. Aber auch die exacte Boveri'sche Fassung definirt nach unserer Auffassung nur die eine Seite der Befruchtung, da wir in dieser, wie erwähnt, ein complexes Phänomen erblicken, bei dem die Qualitätencombination ebenso wichtig ist als die Ertheilung der Entwickelungsfähigkeit.

Mit einigen Worten möchte ich noch auf eine Kategorie von Erscheinungen eingehen, die bei vielen Pflanzen in mittelbarer Verbindung mit der Befruchtung oder besser der Bestäubung stehen, ich meine die anregende Wirkung des Pollenschlauches auf die Anschwellung des Fruchtknotens, auf die Ausbildung der Samenanlagen bei Orchideen, auf die Entstehung von Adventivembryonen und dergl. (vergl. u. a. Goebel 898, p. 232; 900, p. 309). Man kann vermuthen, dass auch hier stoffliche Reize vorliegen, dass jene Zellen durch Enzyme zur Entwickelung veranlasst werden, die aus dem Pollenschlauche stammen. Mit der Befruchtung haben sie direct jedenfalls nichts zu thun, es ist auch nicht unwahrscheinlich, dass die hier wirkenden Stoffe gänzlich verschieden sind von denen, die der Eizelle die Theilungsfähigkeit geben. Auch diese Frage wird sich experimentell entscheiden lassen, sie ist auch schon, vorläufig bei Orchideen und *Funkia*, in Angriff genommen.

Zum Schlusse möchte ich mir erlauben, dem kgl. württembergischen Ministerium des Kirchen- und Schulwesens für die abermalige Ueberlassung des württembergischen Arbeitstisches in Neapel, sowie den Herren der Zoologischen Station für die jederzeit erwiesene Liebenswürdigkeit meinen verbindlichsten Dank zu sagen.

Tübingen, Botanisches Institut, Mai 1901.

Literatur-Verzeichniss.

R. Bonnet (900), Giebt es bei Wirbelthieren Parthenogenesis? Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. 9 (1899), 1900, p. 820.

Th. Boveri (889), Ein geschlechtl. erzeugter Organismus ohne mütterl. Eigenschaften. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München, Bd. 5, 1889, p. 73.

— — (891), Befruchtung. Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. 1 (1891), 1892, p. 386.

— — (895), Ueber d. Befruchtungs- u. Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier. Archiv f. Entw.-Mechanik, Bd. 2, 1896, p. 394.

— — (901 I), Zellen-Studien IV. Ueber d. Natur d. Centrosomen. Jena 1901.

— — (901 II), Merogonie (Y. Delage) u Ephebogenesis (B. Rawitz), neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anzeiger, Bd. 19, 1901, p. 156.

P. Carnot (896), Sur un ferment oxydant de la salive et de quelques autres sécrétions. Compt. rend. de la Soc. de Biol., 10. sér., Bd. 3, 1896, p. 552.

H. E. Crampton (896), Experim. Studies on Gasteropod Development. Archiv f. Entwick.-Mechanik, Bd. 3, 1896, p. 1.

M. Cremer (900), Ueber d. Einwirkung v. Forellensamenpresssaft auf Forelleneier. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München. Bd. 16, 1900, p. 111.

Y. Delage (898), Embryons sans noyau maternel. Compt. rend. de l'Acad., Bd. 127, 1898, p. 528.

— — (899 I), Études sur la mérogonie. Arch. de zoologie expérim. et gén, 3. sér., Bd. 7, 1899, p. 383.

— — (899 II), Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique Ebenda p. 511.

A. Dodel-Port (885), Biolog. Fragmente. I. *Cystosira barbata.* Cassel 1885.

H. Driesch (898), Ueber rein mütterl. Charaktere an Bastardlarven v. Echiniden. Archiv f. Entwickelungs-Mechanik, Bd. 7, 1898, p. 65.

— — u. T. H. Morgan (895), Z. Analysis d. ersten Entwick.-Stadien d. Ctenophoreneies. Arch. f. Entwick.-Mechanik, Bd. 2, 1895, p. 204.

R. Dubois (900), Sur la spermase et l'ovulase. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Bd. 52, 1900, p. 197.

C. H. Eigenmann (890), On the egg membranes and micropyle of some osseous fishes. Bull. of the Mus. of compar. zoology at Harvard College, Bd. 19, 1890, p. 129.

G. Giard (901), Sur la pseudogamie osmotique (Tonogamie). Compt. rend. de la Soc. de Biol., Bd. 53, 1901, S.-A.

K. Goebel (898), Organographie d. Pflanzen, I. Theil. Jena 1898.

— — (900), Referat in Flora, Bd. 87, 1900, p. 308.

V. Häcker (899), Praxis u. Theorie d. Zellen- u. Befruchtungslehre. Jena 1899.

O. Hertwig (890), Experim. Studien am thier. Ei. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 24, 1890, p. 268.

O. u. R. Hertwig (887), Ueb. d. Befruchtungs- u. Theilungsvorgang d. thier. Eies. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 20, 1887, p. 120 u. 477.

H. Huppert (895), Ueb. d. Erhaltung der Arteigenschaften. Prag 1895.

N. Iwanzoff (897), Ueb. d. physiol. Bedeutung d. Processes d. Eireifung. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou Neue Serie, Bd. 11, 1897, p. 355.

A. Kossel (893), Ueber d. Nucleïnsäure. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., 1893, p. 157.

R. Leuckart (853), Zeugung. Wagner's Wörterbuch d. Physiol., Bd. 4, 1853, p. 906.

J. Loeb (900), On the artific. product. of normal larvae from the unfertilized eggs of the sea urchin *(Arbacia).* Americ. Journ. of Physiol, Bd. 3, 1900, p. 434.

— — (901), Experim. on artificial parthenogenesis in Annelids (*Chaetopterus*) and the nature of the process of fertilization. Americ. Journ. of Phys., Bd. 4, 1901, p. 423.

A. Matthews (897), Z. Chemie d. Spermatozoen. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 23, 1897, p. 399.

Fr. Miescher (897), Histochem. u. physiol. Arbeiten. 2. Bde., Leipzig 1897.

T. H. Morgan (895 I), Studies of the ‚Partial‘ Larvae of *Sphaerechinus*. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 2, 1895, p. 81.

— — (895 II), The Fertilization of non-nucleated Fragments of Echinoderm-Eggs. Ebenda p. 268.

Fr. Oltmanns (889), Beiträge z. Kenntniss d. Fucaceen. Bibl. botanica, Heft 14, Cassel 1889.

L. Rhumbler (898), Allgemeine Zellmechanik. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 8 (1898), 1899, p. 543.

J. Sachs (898), Physiolog. Notizen. Herausgeg. v. Goebel, Marburg 1898.

H. Graf zu Solms-Laubach (900), Referat in Botan. Ztg., Bd. 58, 2. Abth., 1900, p. 374.

E. Strasburger (900), Einige Bemerk. z. Frage nach d. „doppelten Befruchtung“ bei d. Angiospermen. Botan. Ztg., Bd. 58, 2. Abth., 1900, p. 293.

R. Valiante (883), Le Cystoseirae del Golfo di Napoli. Leipzig 1883.

M. Viguier (900), La Théorie de la Fertilisation chimique des oeufs de M. Loeb. Comptes rendus. Paris, Bd. 131, 1900, p. 121.

E. B. Wilson (900), The cell in development and inheritance. 2. Aufl., New-York 1900.

H. Winkler (900 I), Ueber d. Furchung unbefrucht. Eier unter d. Einwirkung von Extractivstoffen aus dem Sperma. Nachr. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, Math.-phys. Cl., 1900, Heft 2.

— — (900 II), Ueber den Einfluss äusserer Factoren auf die Theilung der Eier von *Cystosira barbata*. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 18, 1900, p. 297.

E. Zacharias (901), Ueb. Sexualzellen u. Befruchtung. Verh. d. naturwiss. Vereins in Hamburg, 1901, S.-A.

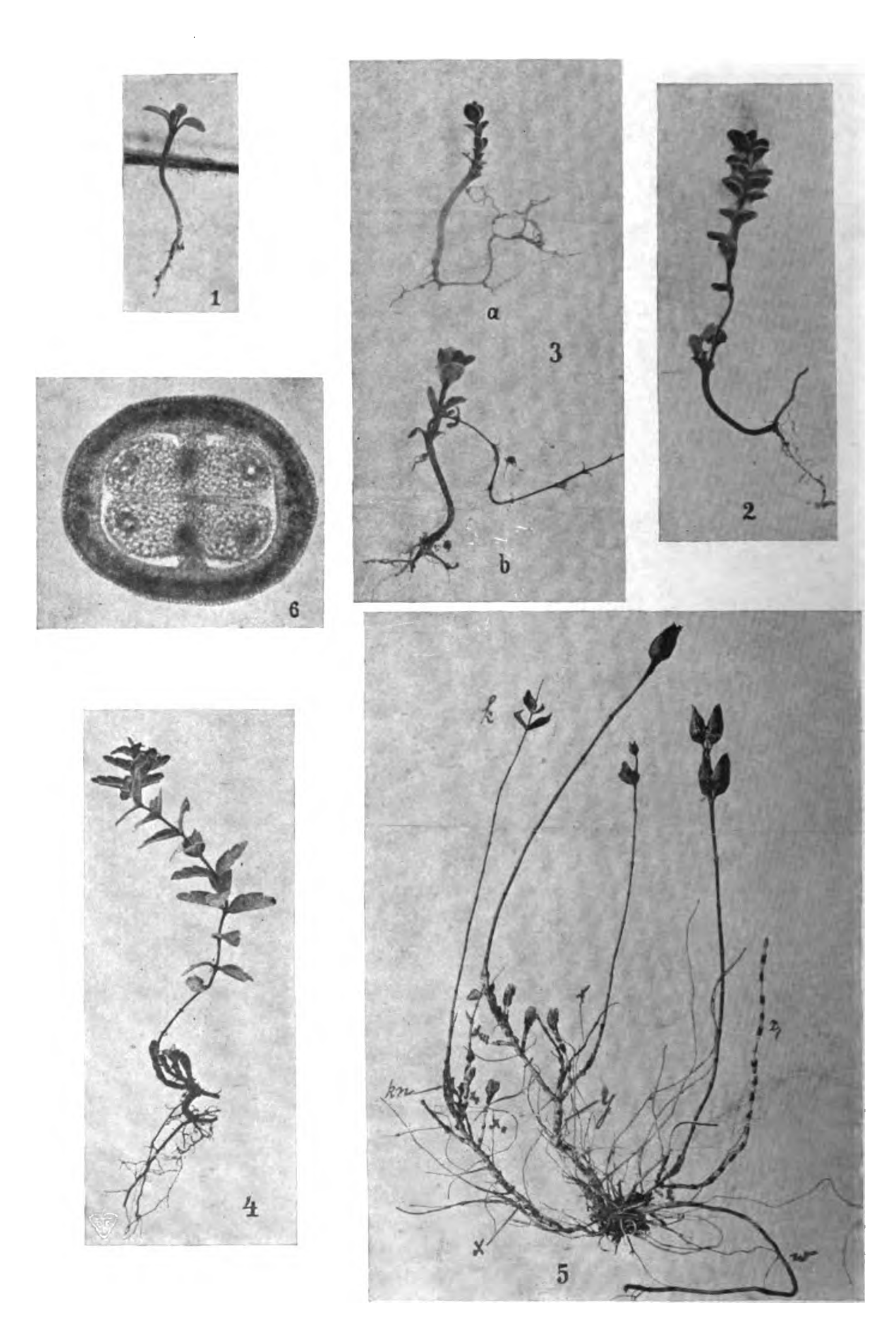
H. E. Ziegler (898), Experim. Studien über die Zelltheilung. Archiv f. Entwick.-Mechanik, Bd. 6, 1898, p. 249.

A. Zimmermann (896), D. Morphol. u. Physiol. d. pflanzl. Zellkernes. Jena 1896.

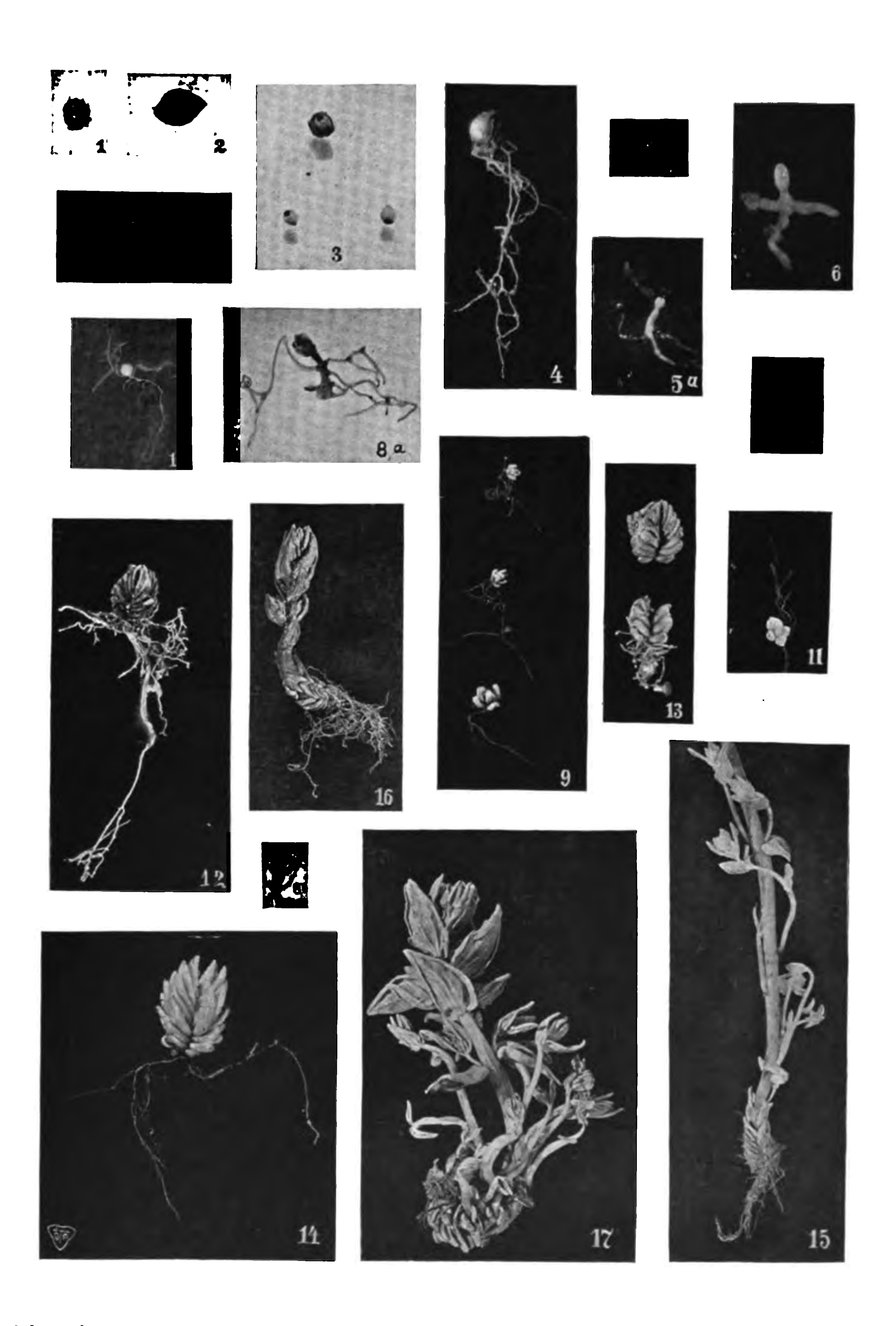
Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band XXXVI.



Heinricher phot.



Heinricher phot.

